Erstnachweis von *Dryopteris affinis* s. str. (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) für Nordrhein-Westfalen

H. Wilfried Bennert, Norbert Neikes, Peter Gausmann, Wolfgang Jäger, Marcus Lubienski & Ronald Viane

Zusammenfassung: Neuerdings werden fünf Sippen des *Dryopteris-affinis*-Komplexes in Mitteleuropa als eigenständige Arten bewertet, wovon vier auch in Nordrhein-Westfalen (NRW) vorkommen. Dazu gehören die triploide *D. borreri*, die offenbar die mit Abstand häufigste Art repräsentiert, und zwei weitere triploide Arten, *D. pseudodisjuncta* und *D. lacunosa*. Letztere wurde erst vor kurzem neu beschrieben und ist in NRW bislang nur von einem Fundpunkt bekannt. Mit Hilfe der Flow-Cytometrie gelang es nun, eine auf Grund der kleinen Sporen verdächtig erscheinende Pflanze aus dem Schwalm-Nette-Gebiet als diploide *D. affinis* s. str. zu identifizieren. Die anfängliche Vermutung, diese Art sei auf Tiefland-Vorkommen im deutlich atlantisch getönten äußersten Nordwesten von NRW beschränkt, haben sich als unzutreffend erwiesen; die Art konnte nachfolgend auch mehrfach im Süderbergland gefunden werden. Ebenfalls mit Hilfe der Flow-Cytometrie wurden eine Reihe von Vorkommen von *D. borreri* bestätigt sowie tetra- und pentaploide Hybriden (*D. ×complexa* und *D. ×critica*) nachgewiesen, die durch Bastardbildung mit *D. filix-mas* entstehen. Während Vorkommen der pentaploiden *D. ×critica* bereits seit längerer Zeit aus NRW bekannt sind, handelt es sich bei denjenigen von *D. ×complexa* ebenfalls um Erstnachweise. Das nordrhein-westfälische Areal dieser Sippen wird in drei Fundortkarten dargestellt (für den *D.-affinis*-Komplex insgesamt sowie für cytologisch bzw. flow-cytometrisch bestätigte Vorkommen der beiden Arten *D. affinis* s. str. und *D. borreri* sowie der beiden Hybriden *D. ×complexa* und *D. ×critica*). Aus einer mit der räumlichen Verteilung der Jahresniederschläge kombinierten Verbreitungskarte wird die enge Bindung an niederschlagreichere Lagen (zumeist mehr als 800 mm) deutlich. Dies und weitere standortökologische Besonderheiten weisen darauf hin, dass die Sippen des *D.-affinis*-Komplexes in größerem Maße von der Wasserversorgung abhängig sind als *D. filix-mas*. Zwar repräsentieren die *D.-affinis*-Sippen offenbar typische Waldfarne und zeigen eine Präferenz für bodensaure Buchenwald-Gesellschaften, vor allem *D. affinis* s. str. kommt aber auffallend häufig an anthropogen überformten Sekundärstandorten vor, so an Weg- und Grabenböschungen, in Abgrabungen sowie an einem künstlichen Steilhang und in einem Steinbruch.

Abstract: First record of *Dryopteris affinis* s. str. (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) in North Rhine-Westphalia. In Central Europe, five taxa of the *Dryopteris affinis* complex are now considered to be separate species, four of which occur in North Rhine-Westphalia. These include the triploid *D. borreri*, by far most common species, and two other triploid species, *D. pseudodisjuncta* and *D. lacunosa*. The latter has only recently been described as new, and is only known in NRW from a single locality. Using flow cytometry, a plant with suspiciously small spores, from the Schwalm-Nette district, was identified as the diploid *D. affinis* s. str. In contrast to our initial expectations that this species would be restricted to lowland sites on the atlantic fringe of the extreme northwest of NRW, it was subsequently detected repeatedly in the Süderbergland as well. Using flow cytometry, a number of records of *D. borreri* were also confirmed as well as new stations for tetra- and pentaploid hybrid plants (*D. ×complexa* and *D. ×critica*) arising by crossing with *D. filix-mas*. While localities with the pentaploid *D. ×critica* have been known from NRW for quite a while, those of *D. ×complexa* represent the first records for this state. Three distribution maps, one for the unspecified *D. affinis* complex, one for the two species *D. affinis* s. str. and *D. borreri*, and one for the hybrids *D. ×complexa* and *D. ×critica* (as confirmed by cytology or flow cytometry), are presented to depict the North Rhine-Westphalian occurrence of these taxa. A combined map showing the plants' distribution and the spatial pattern of annual precipitation reveals a restriction to areas receiving higher rainfall (usually more than 800 mm). This and additional ecological features suggest that the taxa of the *D. affinis* complex are more

dependent on water supply than *D. filix-mas*. Generally, the taxa of the *D. affinis* complex are ferns found in woody habitats and prefer acidophilic beech forest communities, especially *D. affinis* s. str., however, is remarkably often found on secondary sites strongly influenced by man, like embankments of roads and ditches, sand pits, also on an artificial escarpment and in a quarry.

H. Wilfried Bennert, Plessenweg 28,
58256 Ennepetal;
wilfried.bennert@rub.de

Peter Gausmann, Karl-Friedrich-Friesen-Straße 20, 44625 Herne;
peter.gausmann@botanik-bochum.de

Wolfgang Jäger, Finkenweg 45,
42489 Wülfrath;
wr.jaeger@t-online.de

Marcus Lubienski, Am Quambusch 25,
58135 Hagen;
m.lubienski@gmx.de

Norbert Neikes, Marienstraße 36,
47638 Straelen;
norbert.neikes@gmx.de

Ronald Viane, Research Group Pteridology,
Department of Biology, Ghent University,
K. L. Ledeganckstraat 35,
B-9000 Gent, Belgien;
ronnie.viane@ugent.be

---

1. Einleitung

Der Verwandtschaftskreis von *Dryopteris affinis* s. l. umfasst eine Reihe sich ungeschlechtlich (apomiktisch oder genauer – auf Farne bezogen – agamospor[1]) vermehrender Sippen (Bell 1992, Schneller 1974, 1975a & b, 1981), welche dem *D.-filix-mas*-Komplex (mit sich sexuell reproduzierenden Arten) nahestehen und ursprünglich auch zu diesem gerechnet wurden (Manton 1950). In einer späteren Gattungsgliederung wurden von Fraser-Jenkins (1986) beide Gruppen getrennt und letzterer der sect. *Dryopteris* zugeordnet, während *D. affinis* s. l. in die sect. *Fibrillosae* Ching gestellt wurde. Allerdings sind beide Gruppen genomisch nahe verwandt und durch mehrere, sich relativ leicht bildende Hybriden miteinander verbunden.

Der *D.-affinis*-Komplex zeichnet sich durch eine beachtliche morphologische Variabilität aus. Im Laufe der Zeit sind mehrere, teilweise umstrittene Versuche, ihn zu gliedern, unternommen und eine Vielzahl von Taxa auf unterschiedlichen Rangstufen beschrieben worden (Fraser-Jenkins 1980, 1987, 1993, 1996, 2007, Fraser-Jenkins & Reichstein 1984, Jessen & al. 2011, Oberholzer & Tavel 1937). Die in Mitteleuropa vorkommenden Sippen (ohne vor Ort entstandene Primärhybriden) wurden zunächst als eine formenreiche Art (*D. affinis* s. l.) mit mehreren Unterarten angesehen (Fraser-Jenkins 1980, 1993, Fraser-Jenkins & Reichstein 1984). Neuerdings werden diese jedoch zumeist als eigenständige Arten eingestuft (Ekrt & al. 2009, Fraser-Jenkins 2007, Jessen & al. 2011), da sie sich nicht nur in ihrer Morphologie, sondern teilweise auch in ihrem Ploidiegrad und ihrer evolutionären Entstehungsgeschichte unterscheiden; allerdings konnte die genomische Verwandtschaft noch nicht in allen Punkten geklärt werden (Abb. 1). Als alternatives Konzept ist vorgeschlagen worden, die verschiedenen morphologisch unterscheidbaren, aber genomisch gleichen (v. a. triploiden) Sippen als „Morphotypen" anzusehen und sie – so lange die evolutionären Verwandtschaftsverhältnisse ungeklärt sind – zunächst nur mit einem nomenklatorisch unverbindlichen Arbeitsnamen zu versehen (Jermy & Camus 1991, Pigott 1992, 1997).

Die einzige diploide Art (2n = 82) ist *D. affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. s. str. Sie ist hybridogenen Ursprungs, wobei eines ihrer beiden Genome vermutlich von *D. wallichiana* (Spreng.) Hyl.

---

[1] Unter Agamosporie versteht man bei Farnpflanzen einen abgeänderten Generationswechsel, der zwar noch heteromorph ist (also morphologisch verschieden gestaltete Gametophyten und Sporophyten umfasst), bei dem aber kein Kernphasenwechsel mehr stattfindet. Durch eine abgeänderte Meiose werden unreduzierte Sporen gebildet, welche die gleiche Anzahl von Chromosomensätzen aufweisen wie der Sporophyt. Der neue Sporophyt entsteht nicht durch Befruchtung der Eizelle, sondern auf ungeschlechtlichem Wege aus einer vegetativen Prothalliumzelle.

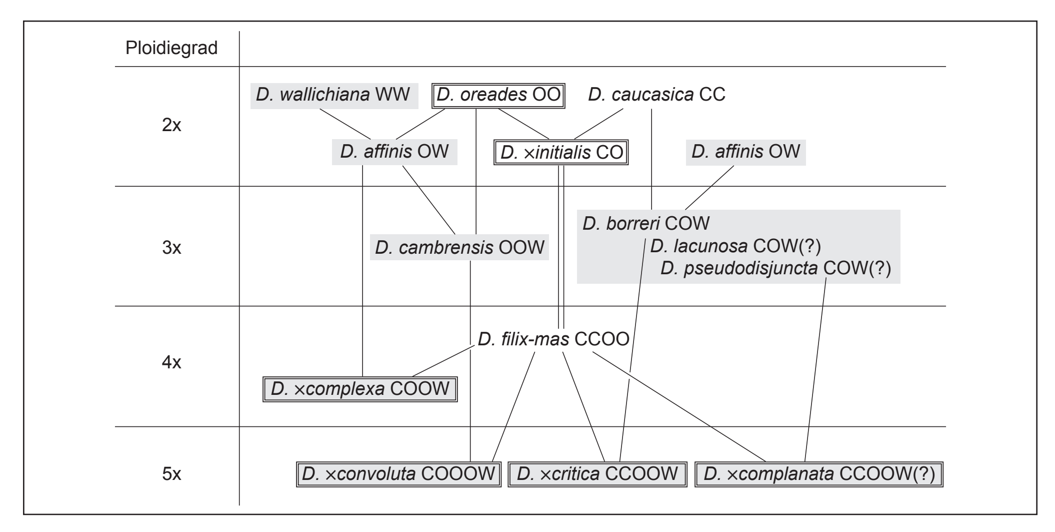


Abb. 1: Vermutete evolutionäre Entstehung und Genomformeln der Sippen des *Dryopteris-affinis-* und *D.-filix-mas*-Komplexes sowie ihrer Hybriden in Mitteleuropa. Grau unterlegte Felder: zum *D.-affinis*-Komplex gehörende Sippen; doppelt eingerahmte Felder: (vermutlich) de novo entstandene Hybriden; doppelte Linie: Chromosomenverdoppelung. Hinweis: Diese Darstellung erfolgt lediglich aus Gründen der Dokumentation und bedeutet nicht, dass die Autoren der vorliegenden Veröffentlichung den Artrang von triploiden Sippen mit einer (mutmaßlichen) COW-Genomkombination zusätzlich zu *D. borreri* bei dem derzeitigen Kenntnisstand für angemessen halten. – Putative evolutionary history and genome formulas of taxa of the *D. affinis* and *D. filix-mas* complex and their hybrids in Central Europe. Grey-shaded boxes: taxa of the *Dryopteris affinis* complex; double lined boxes: hybrids (presumably) formed de novo; double line: chromosome doubling. Note: This scheme was compiled for documental reasons only and does not imply that the authors of the present publication consider it as adequate to grant triploid taxa incorporating a (putative) COW genome in addition to *D. borreri* species rank at the present state of knowledge.

stammt, einer ebenfalls diploiden und apomiktischen Art (Genomformel WW oder W'W'') mit subtropisch-tropischer Verbreitung, die in Europa nicht vorkommt (Widén & al. 1996). Das zweite Genom wird *D. oreades* Fomin (Genomformel OO) zugeschrieben, einer diploiden sexuellen Art; die Genomformel für *D. affinis* s. str. kann daher mit OW angegeben werden (Fraser-Jenkins 1980, Widén & al. 1996). Die übrigen Arten sind triploid (2n = 123) und vermutlich durch Hybridbildung zwischen der diploiden *D. affinis* (welche offenbar funktionsfähige Antheridien ausbildet und daher als männlicher Elter fungieren kann, vgl. Schneller 1975b) und einer diploiden sexuellen Art entstanden. *D. cambrensis* (Fraser-Jenk.) Beitel & W. R. Buck (Genomformel OOW) enthält ein zweites Genom von *D. oreades*, während an der Entstehung von *D. borreri* Newman (Genomformel COW) die diploide *D. caucasica* (A. Braun) Fraser-Jenk. & Corley (Genomformel CC) beteiligt gewesen sein dürfte. Die dritte triploide Art ist *D. pseudodisjuncta* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk., von der auf Grund von sekundären Inhaltsstoffen (Phlorogluciden) eine im Prinzip gleiche Abstammung wie bei *D. cambrensis* (allerdings mit genetisch leicht veränderten O-Genomen) angenommen wird (Widén & al. 1996); morphologisch steht sie jedoch *D. borreri* näher. Eine weitere triploide Sippe ist erst kürzlich als *D. lacunosa* S. Jess., Zenner, Chr. Stark & Bujnoch beschrieben worden, die wegen der Phloroglucid-Zusammensetzung (mindestens) ein Genom von *D. caucasica* enthalten soll (Jessen & al. 2011). *D. caucasica* und *D. oreades* sind aber auch gleichzeitig die diploiden Vorstufen der allotetraploiden sexuellen Art *D. filix-mas* (L.) Schott (Genomformel CCOO). Auf diese genomische Verwandtschaft ist sowohl die morphologische Ähnlichkeit zwischen *D. filix-mas* und den Sippen des *D.-affinis*-Komplexes als auch deren (im Vergleich mit anderen Hybridkombinationen) relativ leichte Kreuzbarkeit zurückzuführen. Je nachdem, ob der diploide oder triploide Cytotyp von *D. affinis* s. l. beteiligt ist, bilden sich tetraploide (*D. ×complexa* Fraser-Jenk.) bzw. pentaploide Hybriden

(*D.* ×*convoluta* Fraser-Jenk., *D.* ×*critica* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk. bzw. *D.* ×*complanata* Fraser-Jenk.) (Abb. 1).

Als ein von *D. filix-mas* verschiedener Sippenkomplex ist *D. affinis* s. l. aus Deutschland, v. a. aus Süddeutschland, seit längerem bekannt (z. B.: Bär & Eschelmüller 2006, Eberle 1959, Eschelmüller 1968, 1972, Fraser-Jenkins & Reichstein 1984, Poelt 1960, Rasbach & al. 1968, 1983, Reichstein & Schneller 1983), allerdings zunächst unter anderen Namen (wie *D. pseudomas* (Woll.) Holub & Pouzar oder *D. borreri* sowie *D.* ×*tavelii* auct. non Rothm. für vermeintliche Hybriden mit *D. filix-mas*). Der Erstnachweis für NRW (als eine von *D. filix-mas* verschiedene Sippe) wurde von Schumacher (1955) unter dem Namen *D. paleacea* Hand.-Mazz. sowie später von Nieschalk (1963) als *D.* ×*tavelii* erbracht. Erste Chromosomenzählungen von Pflanzen aus NRW stammen von Heckmann & al. (1989) und bestätigen sowohl die Existenz des triploiden als auch des pentaploiden Cytotyps. Auf Grund der Morphologie kann angenommen werden, dass es sich dabei um *D. borreri* und die davon abgeleitete Hybride *D.* ×*critica* handelt. Seitdem wurden zahlreiche weitere Vorkommen von Vertretern des *D.-affinis*-Komplexes – vor allem im Rahmen der NRW-Kartierung – gemeldet und von Haeupler & al. (2003) in einer ersten Verbreitungskarte für dieses Bundesland dargestellt. In einer neueren Arbeit (Gausmann & al. 2010) wurden einige bemerkenswerte Neufunde aus dem Tiefland ergänzt, darunter auch Nachweise aus der Westfälischen Bucht, einem Naturraum, in dem bislang Nachweise fehlten. Dabei wurde jedoch nicht versucht, zwischen den einzelnen Arten bzw. Unterarten zu unterscheiden oder Vorkommen der Hybriden mit *D. filix-mas* separat auszuweisen.

Bei einem aus dem Schwalm-Nette-Gebiet stammenden Beleg (Neikes 2009) ergab sich bei Messungen der Sporengröße der Verdacht, es könne sich um den diploiden Cytotyp, also *D. affinis* s. str., handeln. Nachfolgende flow-cytometrische Untersuchungen bestätigten diese Annahme und ermöglichten auch den Nachweis der triploiden *D. borreri* sowie tetra- und pentaploider Hybriden in derselben Region. Die anfängliche Vermutung, *D. affinis* s. str. sei auf den deutlich atlantisch getönten äußersten Nordwesten von NRW beschränkt, haben sich nicht bestätigt; die Art konnte inzwischen auch mehrfach im Süderbergland nachgewiesen werden. In der vorliegenden Arbeit wird ein Überblick über die aktuell bekannten Vorkommen von *D. affinis* s. str. in NRW gegeben sowie ihre Ökologie und Vergesellschaftung beschrieben. Im Folgenden wird, wenn diese diploide Art gemeint ist, zur Vereinfachung der Zusatz „s. str.“ weggelassen.

2. Material und Methoden

2.1 Fundortkarten

Für die Fundortkarten wurden Kartengrundlagen unter Verwendung des Programms FLOREIN (Subal, 1994; Version 5.0, Zentralstelle für die Floristische Kartierung Deutschlands, Regensburg 1997) erstellt und diese mit Hilfe der Programme GHOSTVIEW (Version 4.7, Ghostgum Software Pty Ltd., 2005) und PHOTOSHOP ELEMENTS (Version 5.0.2, Adobe 2006) weiter bearbeitet.

2.2 Flow-Cytometrie

Die zeitraubende und Erfahrung voraussetzende cytologische Methode zur Ermittlung des Ploidiegrades durch Chromosomenzählung kann heutzutage durch Flow-Cytometrie ersetzt werden. Sie ermöglicht es, die Kern-DNA-Menge und damit auch den Cytotyp zu bestimmen. Dieses Verfahren erfordert zwar eine aufwändige Apparatur, liefert aber (zumindest bei Farnpflanzen) rasch zuverlässige Ergebnisse. Bei unseren Analysen wurde DAPI als Farbstoff verwendet, womit zwar relative Werte, aber keine absoluten DNA-Gehalte bestimmt werden können. Dass diese Methode nicht nur verschiedene Cytotypen sicher nachweisen, sondern durch Ermittlung der absoluten Gehalte (unter Verwendung von Propidiumjodid als Farbstoff) auch zwischen Arten gleicher Ploidiestufe (*D. borreri* und *D. cambrensis*) unterscheiden kann, haben Ekrt & al. (2009) an mitteleuropäischem Material gezeigt. Auch Schneller & Krattinger (2010) haben zur Identifizierung der Ploidiestufe ihrer Pflanzen Flow-Cytometrie verwendet.

Für die Analyse wurden frisch gesammelte *Dryopteris*-Proben (möglichst sterile Fiedern) zusammen mit *Agave striata* Zucc. (2x, 2n = 60; der 2C-DNA-Gehalt beträgt 7,8 pg; Zonneveld & al. 2005) als internem Standard mit einer

Rasierklinge in einer Pufferlösung (2,1 % [w/v] Citronensäuremonohydrat und 0,5 % [w/v] Polysorbat 20 [Tween 20]) kleingehackt, durch ein 50-µm-Nylon-Netz gefiltert und das Filtrat mit 4 Volumenteilen DAPI-Reagenz aufgefüllt (DAPI-Endkonzentration 0,16 %). Die Proben wurden mit einem Ploidy Analyser (Fa. Partec GmbH, Münster, Germany) vermessen.

3. Identifizierung der Sippen

3.1 Morphologische Merkmale

Der *D.-filix-mas-* und der *D.-affinis*-Komplex sind, wie eingangs dargelegt, genetisch nahe verwandt und zeigen vor allem habituell eine große Ähnlichkeit. Dennoch gibt es einige leicht erkennbare Merkmale, die ihre Unterscheidung im Gelände in der Regel problemlos möglich machen. Auf die Schwierigkeiten, welche Hybriden bereiten können, wird weiter unten näher eingegangen. Wedel von *D. affinis* s. l. zeichnen sich durch eine ledrig-derbe Textur und eine dunkelgrüne, meist deutlich glänzende Spreite aus. Blattstiel und Rhachis sind stark mit (später meist) dunkleren Spreuschuppen besetzt, daher der deutsche Name Spreuschuppiger Wurmfarn. Ein weiteres charakteristisches Merkmal ist die Ansatzstelle der Fiedern an der Rhachis, die bei *D. affinis* s. l. violettschwarz (dies kann allerdings bei Herbarbelegen im Laufe der Zeit verblassen), bei *D. filix-mas* hingegen grünlich gefärbt ist. Hinsichtlich dieser und anderer Unterscheidungsmerkmale sei auf den illustrierten Leitfaden von Jermy & Camus (1991, 1998) sowie die tabellarischen Übersichten von Rasbach & al. (1983), Ivanova (2004) und Gausmann & al. (2010) verwiesen.

Als mikromorphologisches Unterscheidungsmerkmal eignen sich am ehesten Anzahl und Form der Sporen. Bei *D. filix-mas* werden (wie bei den sich sexuell vermehrenden Farnarten üblich) 64 Sporen pro Sporangium gebildet, während es bei dem agamosporen *D.-affinis*-Komplex wegen der abgeänderten Meiose lediglich 32 sind. Außerdem ist bei *D. affinis* s. l. immer ein merklicher Anteil der Sporen (bis etwa 10 %; u. a. Quintanilla & Escudero 2006) abortiert (vgl. die Abbildungen von Sporenpräparaten in Rasbach & al. [1983] sowie Jäger & Leonhards [1995]). Bei *D. filix-mas* sind die Sporen von normalem Aussehen; nur ganz vereinzelt findet man missgestaltete oder verkümmert erscheinende Strukturen.

Von den zum *D.-affinis*-Komplex gehörenden Arten ist die triploide *D. borreri* die mit Abstand häufigste Art in NRW (s. u.). Sie ist morphologisch von der diploiden *D. affinis* nicht immer eindeutig zu unterscheiden; vor allem jüngere und kleinere Pflanzen können Probleme bereiten. Bei beiden Arten stehen die Abschnitte letzter Ordnung dicht gedrängt und sind am Grunde miteinander verbunden, bei *D. affinis* oft deutlich U-förmig; sie dürfen daher streng genommen nicht als Fiederchen bezeichnet werden. Bei der diploiden Art verlaufen ihre seitlichen Ränder oft parallel und sind ungezähnt, bestenfalls schwach gewellt, und die Segmente sind an der Spitze gestutzt. Bei *D. borreri* sind vor allem die Abschnitte an den unteren Fiedern meist deutlich gelappt und gezähnt sowie im Umriss nach oben hin leicht verschmälert und spitzenwärts abgerundet. Dieser abweichende Schnitt der Segmente ist vor allem bei wüchsigeren Pflanzen ausgeprägt und lässt die größere Ähnlichkeit zu *D. filix-mas* deutlich werden (zwei der drei *D.-borreri*-Genome stimmen mit dieser Art überein, s. o.).

Mikromorphologisch ist eine Unterscheidung möglich an Hand der Maße (Längen und Breiten) von Sporen und Stomata; beide sind bei *D. borreri* größer als bei *D. affinis*. Jäger & Leonhards (1995) geben für die Länge der Sporen einen Mittelwert von 52,5 µm bzw. 44,3 µm und für die Stomatalängen 52,2 µm bzw. 46,4 µm an. Allerdings kann es, vermutlich auch wegen der großen Streuung, selten dazu kommen, dass für Sporen von *D. borreri* Werte gemessen werden, die ungewöhnlich klein sind und bereits im Bereich von *D. affinis* liegen (Bär & Eschelmüller 1986, W. Jäger, unveröffentlicht). Auch nach neueren Untersuchungen aus Tschechien sind die Stomatalängen geeignet, um *D. borreri* und *D. affinis* zu unterscheiden (Ekrt & al. 2010).

Diffiziler als die Unterscheidung der Arten ist die Erkennung der beiden in NRW vorkommenden Hybriden *D.* ×*complexa* und *D.* ×*critica* und ihre Abgrenzung voneinander. Zumindest ältere Hybrid-Pflanzen sind oft durch Heterosis gekennzeichnet und daher allein durch ihre Größe im Gelände auffällig. Hinzu kommt, dass die Gestalt der Fiedern und ihrer Segmente sich noch stärker an *D. filix-mas* annähert als bei *D. borreri*, was durch ihre Genomzusammensetzung leicht zu erklären ist. Der Anteil

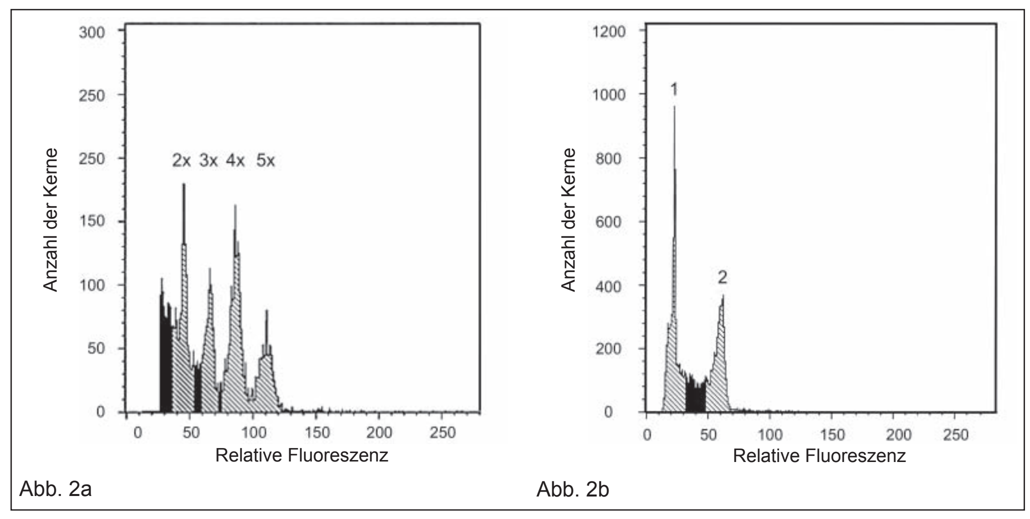


Abb. 2: Flow-cytometrische Histogramme; a) Vergleich aller vier in NRW vertretenen Cytotypen des *Dryopteris-affinis*-Komplexes (2x: *D. affinis* s. str.; 3x: *D. borreri*; 4x: *D.* ×*complexa* und 5x: *D.* ×*critica*); b) normale Messung mit der zu analysierenden Probe (Peak 2, hier: *D. borreri*) zusammen mit dem Referenzmaterial (Peak 1, hier: *Agave striata*, s. Kap. Material und Methoden). – Flow-cytometric histograms: a) comparison of all four cytotypes of the *D. affinis* complex occurring in NRW (2x: *D. affinis* s. str.; 3x: *D. borreri*; 4x: *D.* ×*complexa* and 5x: *D.* ×*critica*); b) normal measurement combining the sample to be analyzed (peak 2, here: *D. borreri*) and the reference material (peak 1, here: *Agave striata*; see Materials and Methods).

abortierter Sporen ist deutlich höher als bei den Arten und beträgt bis zu 80 % und mehr (Ekrt & al. 2009, Schneller & Krattinger 2010). Die Abgrenzung der beiden Hybriden voneinander ist nicht mit Hilfe der Sporengrößen (diese Messungen sind hier ohnehin problematisch, weil nicht sicher zwischen abortierten und normal ausgebildeten Sporen unterschieden werden kann), wohl aber an Hand der Stomatagrößen möglich, wobei wiederum bei dem höheren Cytotyp auch die größeren Ausmaße festzustellen sind (Jäger & Leonhards 1995). Die Hybriden bilden sich vermutlich de novo und vermehren sich in der Natur wohl nicht über Sporen. Daher ist beispielsweise in Beständen von *D. borreri* nur mit dem Vorkommen von *D.* ×*critica* zu rechnen.

3.2 Flow-cytometrische Untersuchungen

Die erste Identifizierung von Sippen aus dem *D.-affinis*-Komplex in NRW durch nicht ausschließlich morphologische Merkmale erfolgte cytologisch durch Heckmann & al. (1989). Dabei konnten *D. borreri* (nicht aber *D. affinis*) sowie *D.* ×*critica* nachgewiesen werden. Etwas später wurden Vorkommen der gleichen Sippen cytologisch auch für das Bergische Land bestätigt (Jäger & Leonhards 1995).

Beispiele für die Ergebnisse der flow-cytometrischen Untersuchungen sind in Abb. 2a und 2b dokumentiert. Abb. 2a zeigt ein Histogramm, welches für die vier in NRW vorkommenden Cytotypen erhalten wurde. Zur besseren Übersicht wurde hier das normalerweise verwendete Referenzmaterial weggelassen. Es wird ersichtlich, dass jeder Cytotyp durch einen eigenen, deutlich abgegrenzten Peak dargestellt werden kann. Entsprechendes haben Ekrt & al. (2009) auch für die drei in Tschechien vertretenen Cytotypen nachweisen können. Die Werte in Tab. 1 und 2 (rechte Spalte) geben das Verhältnis der relativen Fluoreszenz der beiden Peaks (des Referenz-Materials, in unserem Fall *Agave striata*, und der zu analysierenden Probe) an; ein Beispiel hierfür ist in Abb. 2b dargestellt. Die errechneten Quotienten betragen 1,75–1,83 für *D. affinis,* 2,60–2,77 für *D. borreri*, 3,47–3,55 für *D.* ×*complexa* und 4,38–4,46 für *D.* ×*critica* (Tab. 1 und 2). Die Wertebereiche überlappen also nicht, sondern erlauben eine eindeutige Identifizierung des Pflanzenmaterials.

Tab. 1: Übersicht über die Vorkommen von *Dryopteris affinis* s. str. in NRW mit Angaben zum Fund- und Wuchsort, zur Bestandesgröße sowie zur relativen Genomgröße; soweit an einzelnen Fundorten auch *D. borreri* bzw. *D. ×complexa* oder *D. ×critica* als Hybriden mit *D. filix-mas* vorkommen, sind diese mit aufgeführt; bei den Nummern der Herbarbelege bedeuten: WB: Privatherbar H. Wilfried Bennert, Jä: Privatherbar Wolfgang Jäger. – Overview of the occurrences of *Dryopteris affinis* s. str. in NRW with details on the locality and the habitat; plant number and the results of flow cytometer analyses are also indicated; in cases where *D. borreri* and *D. ×complexa* or *D. ×critica* as hybrids with *D. filix-mas* are co-occurring, these are listed as well; for the herbarium voucher numbers the following abbreviations were used: WB: private herbarium H. Wilfried Bennert, Jä: private herbarium Wolfgang Jäger.

***Dryopteris*-Sippe**	**Fundort und Wuchsort**	**MTB mit 4tel Quadrant sowie Meereshöhe**	**Anzahl der Pflanzen**	**Sammel-datum**	**Sammler/ Beobachter; Herbarbeleg-Nr.**	**FCM Ergebnis**
Vorkommen im Niederrheinischen Tiefland						
D. affinis	Kreis Viersen, NSG Schlucht, sandige Böschung in einer Altabgrabung mit Kiefern-Birkenwald	4702/22 ca. 73 m	1	21.6.2011, 9.9.2011	N. Neikes, W. Jäger, P. Gausmann & H. W. Bennert	1,75
D. borreri			14		Jä 149/11	2,70 (2,61–2,90)
D. ×complexa			4		Jä 148a/11	3,47 (3,30–3,62)
D. ×critica			2		Jä 150/11	4,42 (4,38–4,46)
D. affinis	Kreis Viersen, NSG Dielsbruch, Grabenböschungen im Bruchwald und abgetrockneter Bruchwald	4703/32 ca. 41 m	6	21.6.2011, 9.9.2011	N. Neikes, W. Jäger, P. Gausmann & H. W. Bennert Jä 143/11	1,81 (1,71–1,90)
D. borreri			12		Jä 146/11	2,63 (2,57–2,80)
D. ×complexa			3		Jä 145/11	3,55 (3,41–3,65)
D. affinis	Kreis Viersen, Elmpter Wald, Wegrand in einem Birken-Eichenwald	4703/33 ca. 63 m	1	9.9.2011	N. Neikes, P. Gausmann & H. W. Bennert	1,83
Vorkommen im Süderbergland						
D. affinis	Ennepe-Ruhr-Kreis, Albringhausen, Böschung an der ehemaligen Bahn Witten-Schwelm (Silscheder Tunnel), Robinienbestand	4609/24 ca. 200 m	1	1.9.2011	M. Lubienski WB 1/12	1,86
D. affinis	Ennepe-Ruhr-Kreis, Gevelsberg, Aske 1: im unteren Bereich eines ehemaligen Steinbruchs	4610/32 ca. 260 m	2	14.10.2011	M. Lubienski	1,82 (1,74–1,89)
D. borreri	Aske 2: Fichtenforst		3	14.10.2011	M. Lubienski & H. W. Bennert	2,64 (2,56–2,69)
D. affinis	Ennepe-Ruhr-Kreis, Ennepetal, Steilhang an der Ennepe, bodensaurer Buchenwald	4710/32 ca. 280 m	1	16.9.2011	H. W. Bennert WB 21/11	1,80
D. affinis	Märkischer Kreis, Fromecke-Tal bei Kierspe, Bachrand im Bereich eines bodensauren Buchenwaldes	4811/24 ca. 410 m	1	14.10.2010, 1.7.2011	M. Lubienski & H. W. Bennert WB 13/12	1,78

Tab. 2: Übersicht über die durch flow-cytometrische Analysen bestätigten Vorkommen von *Dryopteris borreri* in NRW mit Angaben zum Fund- und Wuchsort, zur Bestandesgröße sowie zur relativen Genomgröße; soweit an einzelnen Fundorten auch *D.* ×*critica* als Hybride mit *D. filix-mas* vorkommt, ist diese mit aufgeführt. – Overview of the occurrences of *D. borreri* in NRW with details on the locality and the habitat; plant number and the results of flow cytometer analyses are also indicated; in cases where *D.* ×*critica* as the hybrid with *D. filix-mas* is co-occurring, it is listed as well.

***Dryopteris*-Sippe**	**Fundort und Wuchsort**	**MTB mit 4tel Quadrant sowie Meereshöhe**	**Anzahl der Pflanzen**	**Sammeldatum**	**Sammler/ Beobachter**	**FCM Ergebnis**
D. borreri	Herne, Herne-Wanne, Birken-Vorwald auf der Industriebrache der ehemaligen Zeche Pluto-Wilhelm	4408/44 ca. 60 m	1	21.6.2011	P. Gausmann	2,69
D. borreri	Kreis Kleve, NSG Heronger Buschberge und Wankumer Heide; Sandige Böschung	4603/21 ca. 71 m	1	9.9.2011	N. Neikes	2,72
D. borreri	Ennepe-Ruhr-Kreis, Hattingen, Hansberg; Buchenwald, Nordhang	4608/22 ca. 150 m	> 60	26.8.2010	M. Lubienski	2,75
D. borreri	Stadtkreis Hagen, Hagen-Haspe, zw. Baukloh und Quambusch; Bachtälchen am Rande eines Buchenwaldes	4610/32 ca. 165 m	1	26.8.2010	M. Lubienski	2,74
D. borreri	Stadtkreis Hagen, zw. Wahl und Verneis, südl. Großer Kettelbach; Bachtal	4610/43 ca. 300 m	ca. 30	2.6.2010	M. Lubienski	2,66 (2,51–2,77)
D. ×*critica*			1			4,30
D. borreri	Stadtkreis Wuppertal, Wuppertal-Cronenberg, Burgholz; Schwabhauser Bach, Bachtal	4708/43 ca. 180 m	3	15.10.2011	M. Lubienski	2,71 (2,66–2,75)
D. borreri	Märkischer Kreis, w Altena; bewaldeter Nordhang im Brachtenbecketal ö Oevenscheid	4711/22 ca. 340 m	> 100	1.11.2011	R. Thiemann	2,66 (2,57–2,79)
D. borreri	Märkischer Kreis, Plettenberg, Am Kroppe, Nordhang, östl. Sehnsuchtsbirke; Wegrand in Buchenwald	4713/34 ca. 370 m	2	17.5.2012	M. Lubienski	2,63 (2,59–2,68)
D. ×*critica*			2			4,33 (4,26–4,39)
D. borreri	Kreis Mettmann, NSG Hildener Heide, Hildener Stadtwald, am Rande eines Entwässerungsgrabens, Mischwald	4807/22 ca. 75 m	3	9.8.2011	R. & W. Jäger	2,70
D. borreri	Kreis Mettmann, Wenzelnberg bei Gravenberg nordöstlich Langenfeld, Mischwald, sandige Böschung und Wegrand	4807/44 ca. 110 m	9	9.8.2011	R. & W. Jäger	2,77
D. borreri	Rheinisch-Bergischer Kreis, im Tal der Wupper bei Leichlingen sö Leysiefen, Wegrand an Buchenwald angrenzend	4808/32 ca. 80 m	5	12.6.2011	H. W. & C. Bennert	2,70 (2,69–2,70)
D. borreri	Märkischer Kreis, NSG Wilde Ennepe, s Halver, Fichtenforst	4810/24 ca. 390 m	1	11.7.2011	M. Lubienski & H. W. Bennert	2,60
D. borreri	Märkischer Kreis, oberhalb Herveler Bruch, südwestl. Herscheid; Buchenwald, Nordhang, wasserzügig	4812/32 ca. 500 m	6	24.9.2011	M. Lubienski & H. W. Bennert	2,69 (2,66–2,74)
D. borreri	Hochsauerlandkreis, Nordabfall des Härdler, sw Schmallenberg, kleiner Siepen	4815/34 ca. 645 m	> 100	5.6.2010.	W. Jäger, H. Bäppler & A. Sarazin	2,76 (2,75–2,77)

4. Verbreitung

Die Arten des *D.-affinis*-Komplexes sind zwar in NRW deutlich seltener als *D. filix-mas*, es liegen jedoch Nachweise für fast ein Viertel aller Messtischblätter, nicht selten sogar für mehrere Quadranten vor (Abb. 3a). Gegenüber der von Gausmann & al. (2010) publizierten Karte haben sich einige Veränderungen ergeben; 16 Nachweise sind neu hinzugekommen und auch fünf der von Götte (2007) aufgeführten Fundorte wurden ergänzt. Deutlich bevorzugt werden die Mittelgebirge (Eifel, Ebbegebirge, Eggegebirge, Rothaargebirge) und ihre randlichen Ausläufer; Fundorte im Tiefland treten deutlich zurück. Bezogen auf die Großlandschaften konzentriert sich die Verbreitung auf das Süderbergland (mit Bergischem Land sowie Sauer- und Siegerland) und die Eifel (vgl. Lubienski 2007 sowie Gausmann & al. 2010). Die Vorkommen decken weitgehend das gesamte Höhenspektrum des Landes ab und reichen von der planaren bis zur submontanen Stufe. Die höchsten bekannten Vorkommen liegen im Hochsauerlandkreis (Raum Schmallenberg, Olsberg und Brilon; vgl. Heckmann & al. 1989) zwischen 550 m und 645 m, letzteres am Härdler bei Schmallenberg.

Zu dem *D.-affinis*-Komplex gehören in Deutschland nach der derzeitigen, allerdings nicht allgemein akzeptierten Gliederung (s. Krause 1998) fünf Arten, die mit Ausnahme von *D. cambrensis* auch in NRW vorkommen, allerdings mit sehr unterschiedlicher Häufigkeit. Lediglich von einer Stelle sind *D. pseudodisjuncta* (von Zenner & al. Freigang 2011 sowie Jessen 2011 erstmalig für NRW angegeben; s. auch Fraser-Jenkins 2007) sowie *D. lacunosa* bekannt, die erst vor kurzem als eigenständige Art beschrieben wurde (Jessen & al. 2011). Da sie triploid ist und vermutlich ein Genom von *D. caucasica* enthält, dürfte sie die gleiche Genomzusammensetzung haben wie *D. borreri* (s. Abb. 1) und wäre damit cytologisch und flow-cytometrisch nicht von dieser zu unterscheiden. Zwar ist das nordrhein-westfälische Verbreitungsbild von *D. affinis* nur lückenhaft bekannt, es zeichnet sich aber ab, dass diese diploide Art seltener ist als die triploide *D. borreri*. Eine solche Tendenz wird bereits aus der Verbreitungskarte dieser beiden Arten ersichtlich (Abb. 3b; hier sind nur die durch Cytologie bzw. Flow-Cytometrie bestätigten Fundpunkte dargestellt). Ein weiteres Indiz ist die Tatsache, dass bei den früher erfolgten Chromosomenzählungen von Herkünften aus verschiedenen Regionen (Heckmann & al. 1989, Jäger & Leonhards 1995) 12 triploide, aber keine diploiden Pflanzen gefunden wurden. Auch die recht umfangreichen Sporen- und Stomata-Messungen von Jäger & Leonhards (1995) erbrachten keine Hinweise auf Vorkommen der diploiden Art. Allerdings vermutete Krause (2003) bereits, dass diese Sippe im Süden von NRW vorkommen könnte.

Derzeit sind sieben nordrhein-westfälische Vorkommen von *D. affinis* bekannt, drei im Niederrheinischen Tiefland und vier im Süderbergland (Abb. 3b, Tab. 1). Erstere liegen im Schwalm-Nette-Gebiet mit Höhenlagen unter 100 m (41–73 m), letztere in der Grenzregion zwischen Bergischem Land und Sauerland bei etwa 200–400 m. Nur an drei Lokalitäten ist *D. affinis* mit *D. borreri* vergesellschaftet oder beide Arten wachsen nicht weit voneinander entfernt.

Was die Verbreitung von *D. borreri* anbelangt, sei auf die oben diskutierte Gesamtkarte für den *D.-affinis*-Komplex (Abb. 3a) verwiesen, in der fast alle dargestellten Rasterpunkte sich auf *D. borreri* beziehen dürften; die überwiegende Mehrheit der zu Grunde liegenden floristischen Meldungen konnte nicht überprüft werden.

Bär & Eschelmüller (2006) berichten, dass von den etwa 400 im Südosten Deutschlands und im angrenzenden Westen Österreichs kartierten Vorkommen des Artenkomplexes weniger als 1 % zu *D. affinis* gehören. Auch in Baden-Württemberg ist diese Art deutlich seltener als *D. borreri* (Freigang & Zenner 2007).

Während früher angenommen wurde, Hybriden mit *D. filix-mas* würden sich sehr leicht bilden und seien häufig[2], haben genauere Untersu-

[2] Für solche vermeintlichen Hybriden war früher der von Rothmaler (1945) vorgeschlagene Name *D. ×tavelii* gebräuchlich. Mittlerweile hat sich jedoch herausgestellt, dass diese besonders *D. filix-mas*-ähnlichen Formen zu *D. borreri* gehören und keine in jüngerer Zeit entstandenen Hybriden repräsentieren (s. auch Rasbach & al. 1983, Jessen & al. 2011). Der Holotyp von *D. ×tavelii* ist nach Heckmann & al. (1989) während des letzten Weltkrieges verbrannt. Alle verfügbaren Paratypen gehören nach Angaben von Fraser-Jenkins (1987) zu *D. borreri*, so auch der von ihm ausgewählte Lectotyp; demzufolge ist der Name *D. ×tavelii* als Synonym von *D. borreri* zu werten. Ersterer wurde noch 1982 in der Florenliste von NRW (Foerster & al. 1982) und sogar noch 2005 in der „Flora van Nederland“ (van der Meijden 2005) verwendet.

chungen (Beck & Wilhalm 2010, Ekrt & al. 2009, Jessen 2009, Jessen & al. 2011, Krippel & Bujnoch 2011, Krippel & al. 2009, Rasbach & al. 1983) und auch unsere Befunde gezeigt, dass dies nicht unbedingt zutrifft. Cytologisch bzw. flow-cytometrisch abgesichert sind in NRW lediglich sieben Vorkommen, wobei an einer Stelle (NSG Schlucht) neben beiden Arten auch beide Hybriden mit *D. filix-mas*, *D. ×complexa* und *D. ×critica*, nachgewiesen wurden (Abb. 3c). *D. ×complexa* war bisher nicht aus NRW bekannt; sie ist mit insgesamt 7 Stöcken vertreten und auf das Schwalm-Nette-Gebiet (mit zwei Vorkommen) beschränkt (Abb. 3c, Tab. 1). Unerwartet ist die Existenz von vier tetraploiden Hybridpflanzen im NSG Schlucht, obwohl hier bisher lediglich eine Pflanze von *D. affinis* gefunden wurde. *D. ×critica* wurde in NRW zum ersten Mal cytologisch gesichert von Heckmann & al. (1989) und nachfolgend von Jäger & Leonhards (1995) mit je einem Vorkommen nachgewiesen.

Unter anderen Namen waren nordrhein-westfälische Vorkommen von *D. affinis* s. l. bereits den Botanikern im 19. Jahrhundert bekannt. Einer der ältesten Nachweise stammt von Laubenburg (1899), der den Namen *Aspidium* (heute *Dryopteris*) *filix-mas* var. *trapezioides* vorschlägt und eine Zeichnung anfügt, aus der die Zugehörigkeit zum *D.-affinis*-Komplex eindeutig hervorgeht. Beide von ihm erwähnten Vorkommen liegen im Bergischen Land (bei Remscheid und Burg an der Wupper), wo die Artengruppe auch heute noch einen Verbreitungsschwerpunkt hat (Jäger & Leonhards 1993, 1995). Hinsichtlich späterer Nachweise sei noch auf Höppner & Preuss (1926) verwiesen, welche den Namen var. *subintegrum* Döll verwenden und nur „seltener“ angeben, ohne genaue Fundorte zu nennen, sowie Schumacher (1955) erwähnt, der bereits einen Namen auf Artrang, *D. paleacea*, benutzt und dem dieser Farn schon 1930 im Oberbergischen aufgefallen war.

Inzwischen ist die Verbreitung der Artengruppe in Deutschland recht gut bekannt. Schwerpunkte bilden die silikatischen Mittelgebirge, so vor allem Rheinisches Schiefergebirge, Pfälzer Wald, Odenwald, Spessart, Schwarzwald, Bayerischer Wald sowie Allgäu und Teile der Alpen und Voralpen (Bär & Eschelmüller 1984, Eschelmüller & Eschelmüller 1996, Freigang & Zenner 2007, Haeupler & Schönfelder 1989, Lang & Wolff 2011, Philippi 1993). Auch im kontinental getönten Osten Deutschlands sind die Vorkommen weitgehend auf die niederschlagsreichen Mittelgebirge (Harz, Thüringer Wald, Elbsandsteingebirge und Zittauer Gebirge) beschränkt (Benkert & al. 1996, Hermann 1944, Hilmer 1983, 1996, Jessen 2009, 2011). Aus allen Nachbarländern Deutschlands liegen Nachweise vor: Dänemark: Øllgaard & Tind 1993; Niederlande: Bremer 2010, Bremer & Koopman 1994, De Groot 2011, van der Ham 2011; Belgien: De Langhe & al. 1967, Lambinon & al. 2004, Lawalrée 1950, Viane 2006; Luxemburg: De Langhe & al. 1967, Krippel & al. 2009, Krippel & Bujnoch 2011, Lambinon & al. 2004, Reichling 1953; Frankreich: Badré & Deschatres 1979, Bizot 2011, Prelli 1990, Prelli & Boudrie 2002, Schmitt & al. 1995; Schweiz: Schneller 1974, 1975a & b, Schneller & Krattinger 2010; Österreich: Polatschek 1997, Schneller & Krattinger 2010, Willner 2005; Tschechische Republik: Ekrt & al. 2009, 2010; Polen: Mirek & al. 1995, Piękoś-Mirkowa 1981.

Das subatlantisch und submeridional geprägte Gesamtareal der Artengruppe umfasst große Teile Europas sowie Teile von Nordafrika, die nördliche Türkei, den Kaukasus und den nördlichen Iran (Fraser-Jenkins 1980, 2007, Fraser-Jenkins & Reichstein 1984). Was die einzelnen Arten anbelangt, so sind *D. affinis* und *D. borreri* in weiten Teilen des Gesamtareals vertreten und kommen oft auch sympatrisch vor; ihre Verbreitung unterscheidet sich jedoch auffällig entlang des Kontinentalitätsgefälles. Mit Vorkommen auf den atlantischen Inseln (Azoren, Kanaren und Madeira) reicht das Areal von *D. affinis* sehr weit nach Westen, während die Art im kontinentaleren Osten Europas seltener vertreten ist, sie ist allerdings in den Südkarpaten lokal relativ häufig (Jessen 1985, 1991). *D. affinis* ist aus der Tschechischen Republik und aus Bulgarien unbekannt (Ekrt & al. 2009, 2010, Ivanova 2004), während das Areal von *D. borreri* weiter nach Osten vordringt und mit Vorkommen in der Tschechischen Republik, der Slowakei, Polen, Rumänien, Bulgarien und der Ukraine allmählich ausklingt. Umgekehrt verhält sich *D. borreri*. Beide Arten sind noch in Frankreich (vor allem im atlantisch getönten Teil), auf den Britischen Inseln und auch weiter nördlich in West-Norwegen gemeinsam vertreten (Jonsell 2000, Øllgaard & Tind 1993, Page 1997, Prelli & Boudrie 2002), auf den atlantischen Inseln, wo *D. affinis* teilweise

recht häufig ist (Fernandes & Fernandes 1983, Gibby & al. 1977, Press & Short 1994, Schäfer 2005), fehlt *D. borreri* jedoch vollständig (Fraser-Jenkins 1982).

Die Verbreitung der Hybriden ist nur lückenhaft bekannt. Generell sind sie überall dort zu erwarten, wo die Elternarten in etwas reicheren Beständen zusammen wachsen. Sie sind innerhalb des Gesamtareals in vielen Gebieten beobachtet worden (wenn auch zumeist nur in wenigen Exemplaren), z. B. in Rumänien, in der Tschechischen Republik, in Luxemburg, Österreich, Italien, Frankreich und auf den Britischen Inseln (Bär & Eschelmüller 1992, Beck & Wilhalm 2010, Ekrt & al. 2009, 2010, Jessen 1991, Krippel & al. 2009, Page 1997, Prelli & Boudrie 2002). In Deutschland wurden *D. ×complexa* und *D. ×critica* vor allem im Süden und Südwesten nachgewiesen (Bär & Eschelmüller 1985, 2006, Freigang & Zenner 2007, Rasbach & al. 1982), sind aber auch in anderen Regionen beobachtet worden (Heckmann & al. 1989, Jessen 2009).

5. Ökologie und Vergesellschaftung

5.1 Ökologie

D. affinis und *D. borreri* sind in der Regel mit *D. filix-mas* vergesellschaftet (s. auch Krause 1994, Schneller 1975b). Die ökologischen Ansprüche dieser Arten sind offenbar ähnlich, was auf Grund der genetischen Verwandtschaft leicht verständlich ist. Die *D.-affinis*-Artengruppe ist jedoch in ihrer Höhenverbreitung in NRW eingeschränkt und besiedelt nur ausnahmsweise Wuchsorte in der planaren Stufe (s. o.). Damit zeigt ihr Areal eine enge Bindung an niederschlagsreichere Standorte (Abb. 4), an denen die jährlichen Regenmengen 800 mm übersteigen und in den höchsten Lagen des Sauerlandes sogar 1400 mm erreichen. Nur sehr selten liegen die Fundorte an Tieflandstandorten, die weniger als 700 mm Niederschlag erhalten, so vor allem in der südlichen Niederrheinischen Bucht.

Ob und welche Unterschiede zwischen *D. affinis* und *D. borreri* hinsichtlich ihrer Ansprüche an die Wasserversorgung bestehen, kann anhand des derzeitigen Kenntnisstandes nicht eindeutig entschieden werden. *D. affinis* tritt sowohl im Niederrheinischen Tiefland mit Niederschlägen von etwa 780 mm als auch im Süderbergland mit deutlich höheren Regenmengen (über 900 mm) auf. Allerdings hängt die Wasserversorgung nicht nur von den in situ-Niederschlägen, sondern auch von oberflächennahem Zufluss und dem lokalen Grundwasserregime ab. In diesem Zusammenhang ist auffällig, dass fünf der sieben Bestände von *D. affinis* Kleinstandorte besiedeln, die durch einen hohen Grundwasserspiegel (abgetrockneter Erlenbruchwald), Wasserzufuhr durch ein Fließgewässer (Bachrand) oder auch durch Hangabfluss (Hangquelle mit Rinnsal, Böschung an einer Abgrabung, Steinbruchhang, Steilhang an einer ehemaligen Eisenbahntrasse) gekennzeichnet sind (Abb. 5a & b, Tab. 1). Lediglich ein Vorkommen (an einem Wegrand) ist diesbezüglich unauffällig; die einzige Pflanze war allerdings auch in ihrer Vitalität eingeschränkt, was auf nicht optimale Wasserversorgung hinweisen könnte. Auch in anderen Gebieten gelten die Arten des *D.-affinis*-Komplexes, insbesondere *D. affinis* selber, als ausgesprochen feuchtigkeitsliebend (Freigang & Zenner 2007, Krause & al. 1994, Philippi 1993).

Dies erscheint zunächst insofern verwunderlich, als sich die Arten des *D.-affinis*-Komplexes agamospor vermehren. Bei ihnen findet keine Befruchtung mehr statt, und daher kann ein neuer Sporophyt ohne Vorhandensein von flüssigem Wasser entstehen. Es ist allerdings zu bedenken, dass bei Farnpflanzen die ökologischen Bedürfnisse beider Generationen erfüllt sein müssen, wenn eine Neuansiedlung erfolgreich sein soll. Möglicherweise benötigen die Sporophyten selber eine bessere Wasserversorgung und/oder höhere Luftfeuchtigkeit als die anderer *Dryopteris*-Arten. Beobachtungen von Krause (1991) in der Westeifel belegen, dass – mehr noch als von anderen Waldfarnen – luftfeuchte Nordhänge bevorzugt werden. Die etwa ein Dutzend von Schneller (1974, 1975a & b) in der Schweiz untersuchten Vorkommen liegen, unabhängig von der Höhenlage (300–1300 m), fast alle an NO-Hängen.

Reliefbedingt zeigen nicht nur die Niederschlagsverhältnisse, sondern auch das Temperaturregime starke Schwankungen in NRW (Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz NRW 2012). Die Jahresmittelwerte sinken von etwa 10,5 °C in den westlichen Landesteilen (Niederrheinisches Tiefland und Niederrheinische Bucht) auf etwa 5,5 °C in den

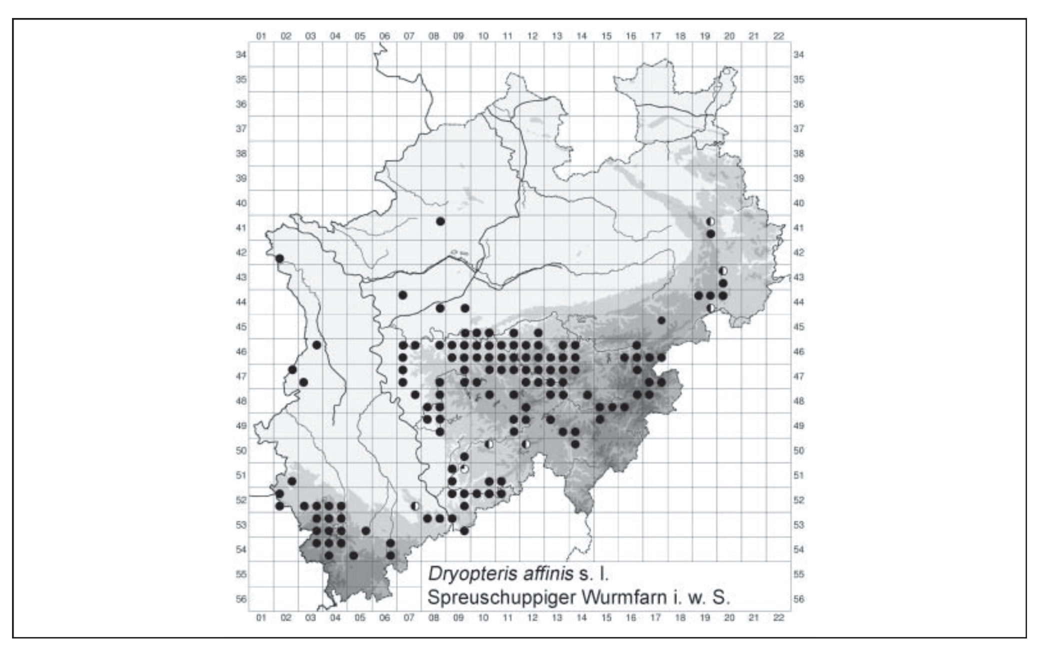


Abb. 3a: Verbreitung des *D.-affinis*-Komplexes in NRW; es bedeuten: ● Nachweis ab 1980; ◐ Nachweis im Zeitraum 1945–1979; ◔ Nachweis im Zeitraum 1900–1944. – Distribution of the *D. affinis* complex in NRW; ● recorded since 1980; ◐ recorded 1945–1979; ◔ recorded 1900–1944.

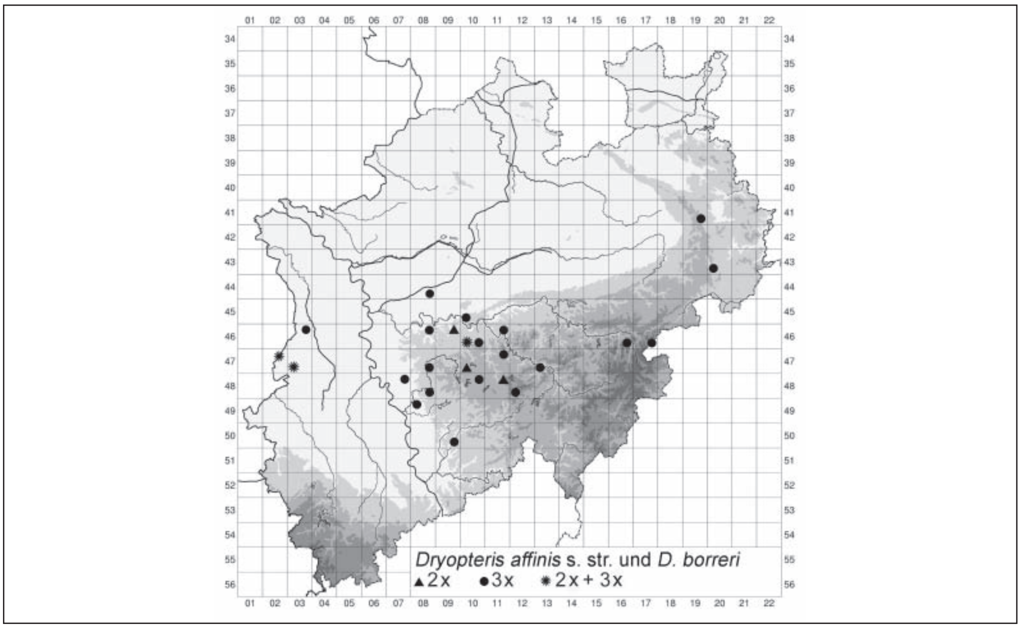


Abb. 3b: Verbreitung von *Dryopteris affinis* s. str. (2n) und *D. borreri* (3n) in NRW. – Distribution of *D affinis* (2n) and *D. borreri* (3n) in NRW.

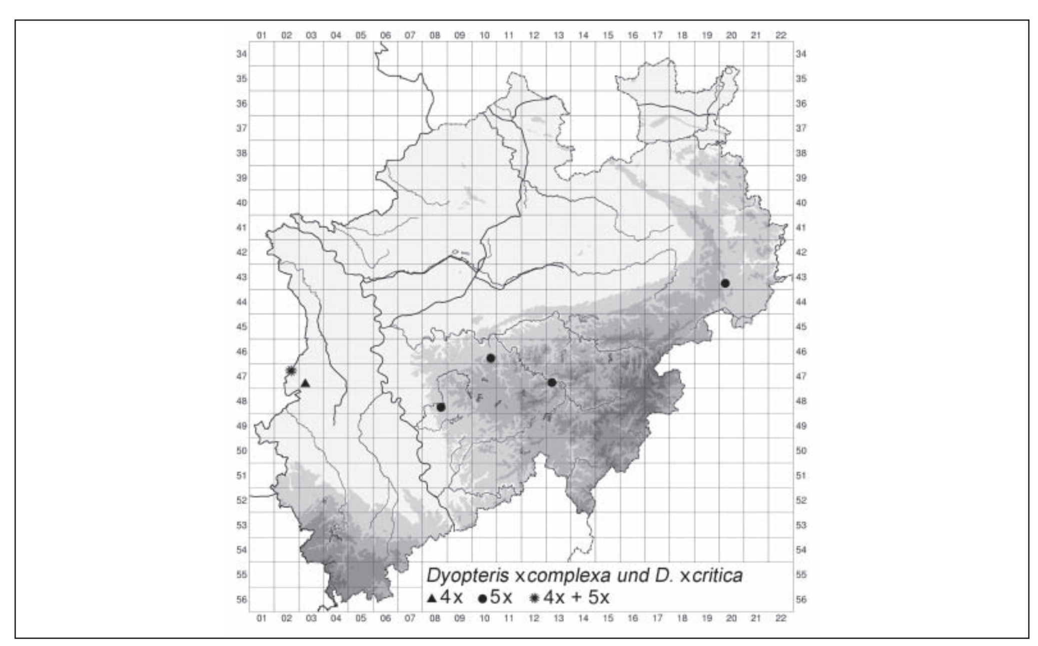


Abb. 3c: Verbreitung/distribution von *Dryopteris* ×*complexa* (4x) und *D.* ×*critica* (5x) in NRW. – Distribution of *D.* ×*complexa* (4x) and *D.* ×*critica* (5x) in NRW.

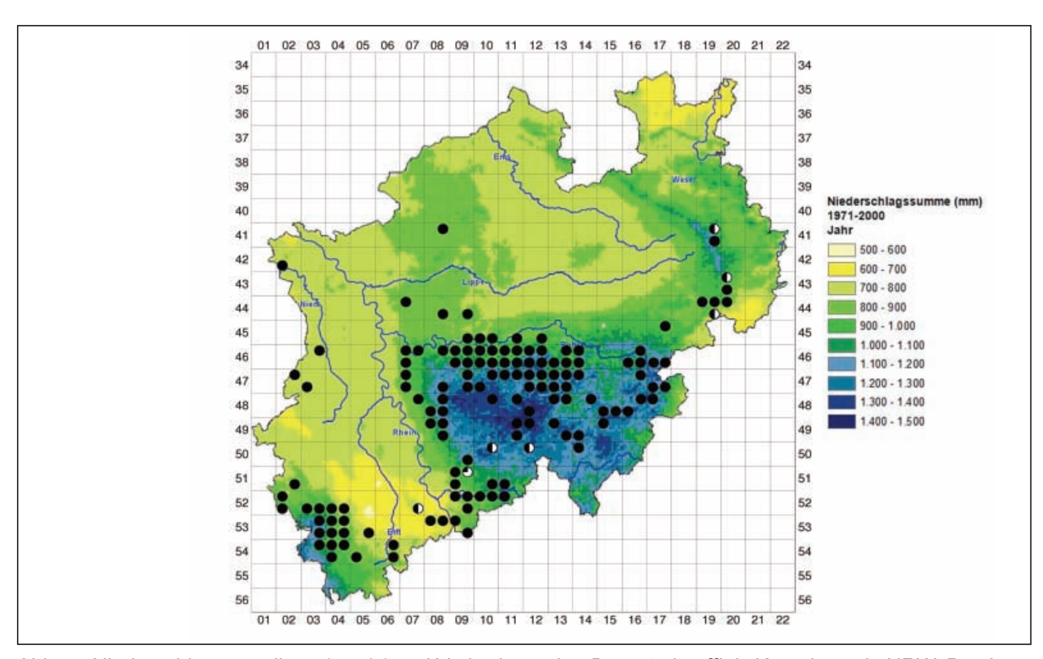


Abb. 4: Niederschlagsverteilung (mm/a) und Verbreitung des *Dryopteris-affinis*-Komplexes in NRW. Das Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (LANUV) stellte freundlicherweise die Niederschlagskarte als Grundlage für diese kombinierte Kartendarstellung zur Verfügung. – Precipitation pattern (mm/a) and distribution of the *D. affinis* complex in NRW. The North Rhine-Westphalia State Environment Agency (LUA NRW) kindly provided the precipitation map as the basis for our combined map.

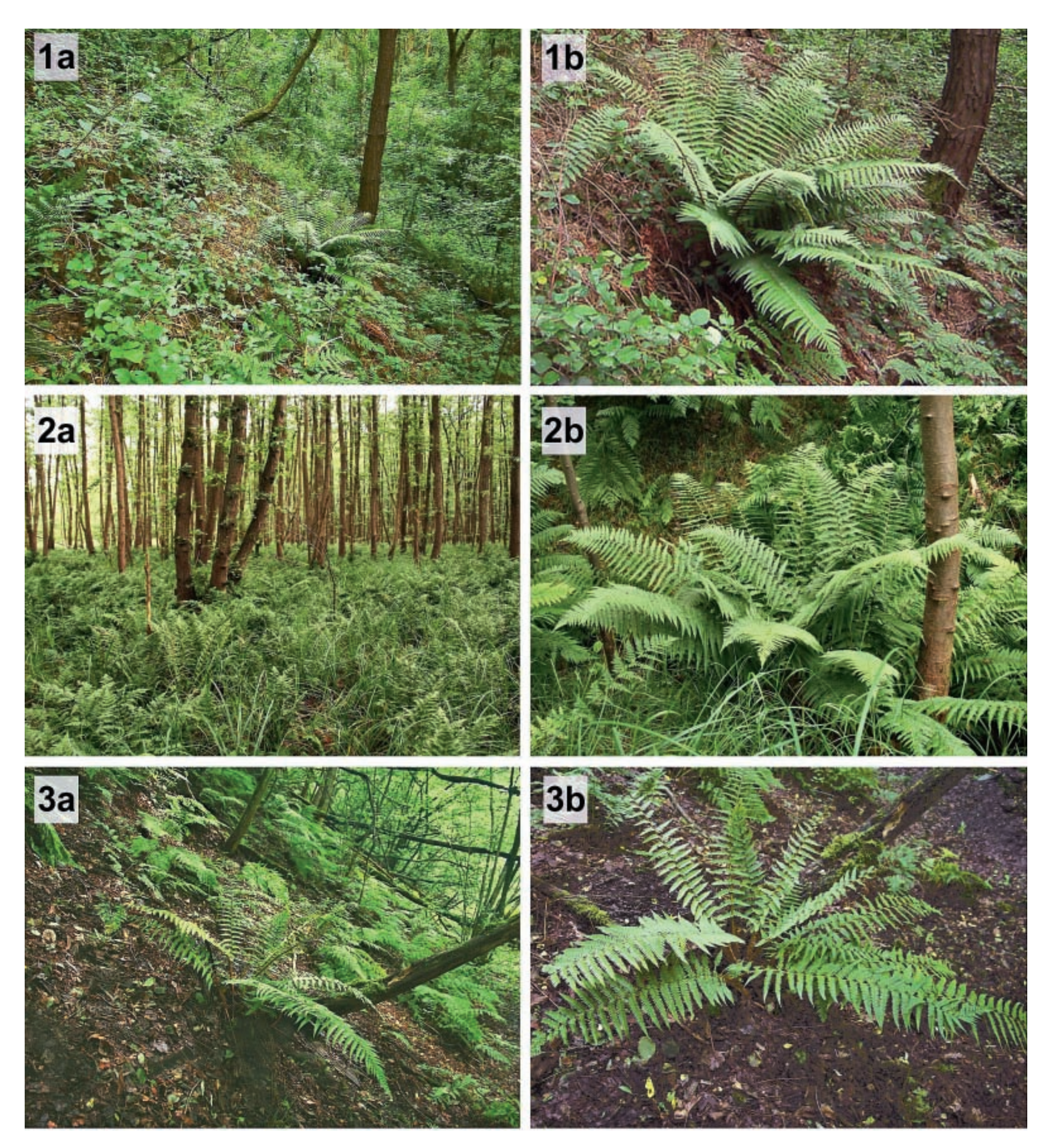


Abb. 5a: Fotografien von ausgewählten Wuchsorten (links) und Einzelpflanzen (rechts) von *Dryopteris affinis* s. str. in NRW; 1: alte Abgrabung im NSG „Schlucht“, Kreis Viersen, 2: abgetrockneter Bruchwald im NSG „Dielsbruch“, Kreis Viersen, 3: künstlicher Steilhang am Silscheder Tunnel, Ennepe-Ruhr-Kreis. – Photographs of selected habitats (left) and single plants (right) of *D. affinis* s. str., in NRW; 1: old sand pit in the nature reserve “Schlucht”, Kreis Viersen, 2: dry fen wood in the nature reserve “Dielsbruch”, Kreis Viersen, 3: artificial scarp near the Silscheder Tunnel, Ennepe-Ruhr-Kreis.

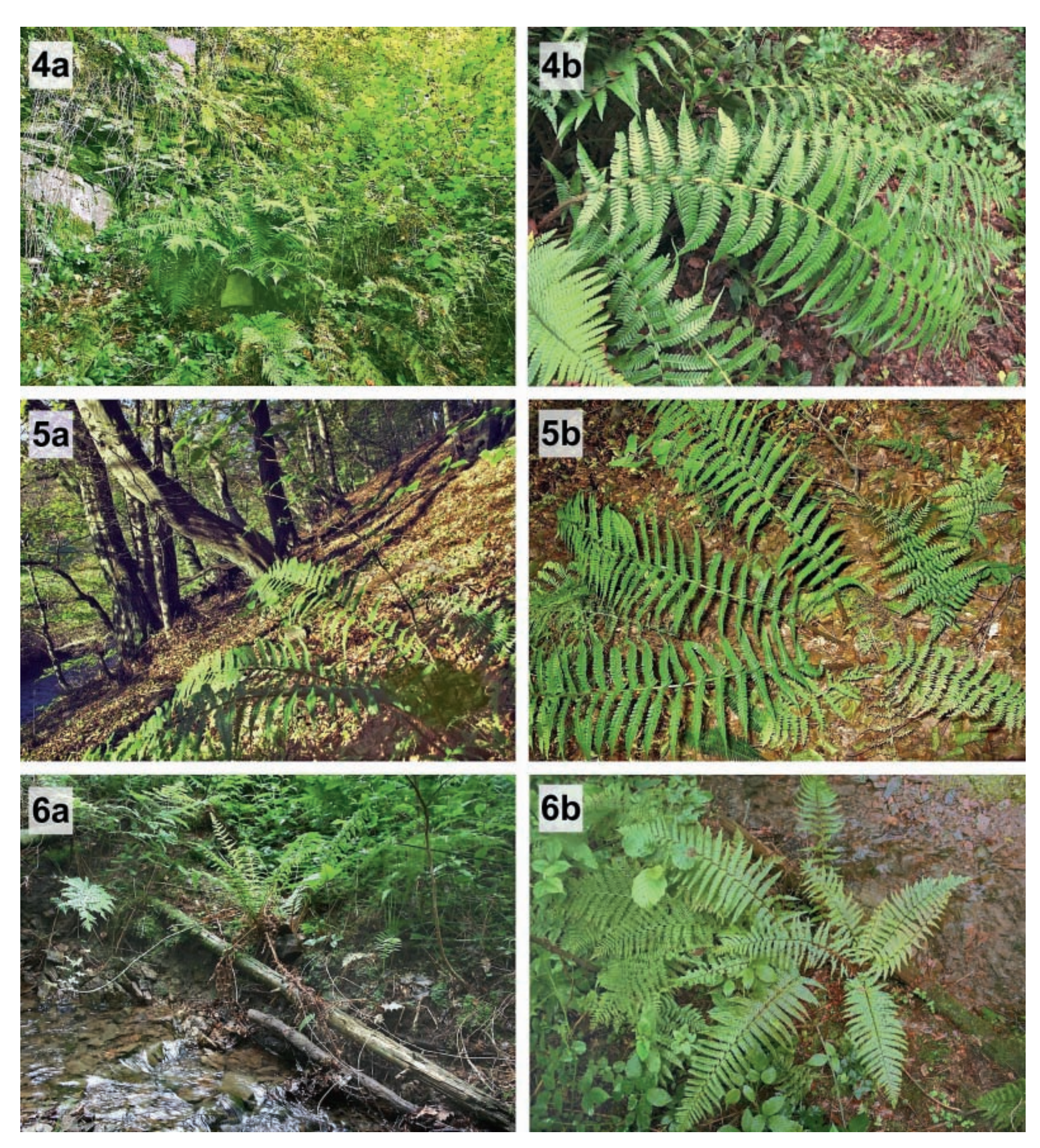


Abb. 5b: Fotografien von ausgewählten Wuchsorten (links) und Einzelpflanzen (rechts) von *Dryopteris affinis* s. str. in NRW; 4: ehemaliger Steinbruch an der Aske, Ennepe-Ruhr-Kreis, 5: bodensaurer Buchenwald an der Ennepetalsperre, Ennepe-Ruhr-Kreis, 6: Bachrand bei Kierspe, Märkischer Kreis. – Photographs of selected habitats (left) and single plants (right) of *D. affinis* s. str., in NRW; 4: former quarry at the "Aske", Ennepe-Ruhr-Kreis, 5: acidophilic beech forest at the Ennepetalsperre, Ennepe-Ruhr-Kreis, 6: creek bank near Kierspe, Märkischer Kreis.

höchsten Lagen des Sauerlandes. *D. affinis* s. l. findet sich im gesamten Spektrum, mit Ausnahme der nur punktuell auftretenden kältesten Zone. Da im Schwarzwald und in den Vogesen auch Lagen über 1 000 m besiedelt werden (Hügin 2006), dürfte in NRW die Kältetoleranzgrenze der Arten keineswegs überschritten werden. *D. borreri* erreicht in Bulgarien erst bei 1 950 m seine Höhengrenze (Ivanova 2004). Aus dem Engadin wird ein Vorkommen in Felsspalten auf 2 200 m Höhe beschrieben (Schneller 1975b).

Ob es hinsichtlich des Temperaturverhaltens Unterschiede zwischen *D. affinis* und *D. borreri* gibt, kann auf Basis der wenigen Nachweise der diploiden Sippe nicht entschieden werden. Schneller (1975b) vermutet bei *D. affinis* s. l. eine geringere Frostresistenz der Gametophyten als bei *D. filix-mas*. Auch die Wedel sind offenbar empfindlicher gegenüber Spätfrösten (Schneller 1975b).

Insgesamt sind die Populationen von *D. borreri* und *D. affinis* auffallend individuenarm, wie wiederholt in NRW (Krause 1991, Krause & al. 1994, Lubienski 2007, Schmitz 1990), aber auch in anderen Teilen Deutschlands beobachtet worden ist (Freigang & Zenner 2007, Jessen 2009, Krippel & al. 2009, Röhner & al. 2011, Zahlheimer 1986). An fünf der sieben nordrhein-westfälischen Wuchsorte von *D. affinis* wurde lediglich eine Pflanze nachgewiesen (Tab. 1). Die Ursachen hierfür sind ungeklärt. Die agamospore Lebensweise müsste eigentlich die Etablierung neuer Pflanzen erleichtern, da auch Einzelsporen und daraus entstehende isolierte Prothallien die Fähigkeit haben sollten, sich weiter zu entwickeln. Allerdings gibt es hinsichtlich der Individuenzahlen auch Ausnahmen. So umfasst der größte in NRW bekannte und (teilweise) flow-cytometrisch überprüfte Bestand von *D. borreri* (Brachtenbecketal südlich Nachrodt-Wiblingwerde, Märkischer Kreis) mehr als 100 Pflanzen. Heckmann (1988) gibt drei Vorkommen mit zahlreichen Pflanzen (etwa 200 bis mehr als 300) von vermutlicher *D. borreri* an (bei Brilon-Wald, am Ramsbecker Wasserfall bei Olsberg sowie bei Lüdenscheid). Bei *D. affinis* wurden maximal sechs Pflanzen in einem Bestand beobachtet (NSG Dielsbruch, Kreis Viersen; Tab. 1). *D. filix-mas* bildet generell und auch an den gemeinsamen Wuchsorten deutlich größere Bestände aus. Für die Hybriden wird ebenfalls angegeben, dass sie zumeist nur in einzelnen Exemplaren auftreten (Krippel & al. 2009, Rasbach & al. 1983, Röhner & al. 2011; s. auch Schneller & Krattinger 2010). Sie lassen sich in Kultur durch Sporenaussaat mühelos vermehren (Bär & Eschelmüller 2006, Döpp 1955, Eschelmüller & Bär 2006, Rasbach & al. 1983), wenn auch die Keimfähigkeit im Vergleich zu den Arten deutlich verringert ist (Schneller 1975b). In der Natur findet aber offenbar keine Reproduktion über Sporen statt. Als Ursachen dürften der bei den Hybriden deutlich verringerte Anteil keimfähiger Sporen, Konkurrenzphänomene sowie die im Vergleich zu künstlichen Aussaaten ungünstigeren Keimungsbedingungen eine Rolle spielen. Es ist wahrscheinlich, dass die Hybridpflanzen de novo aus den Elternarten entstehen. An den beiden Fundorten im Niederrheinischen Tiefland, an denen *D. affinis* (zusammen mit *D. borreri*) vorkommt, ist auch die tetraploide Hybride (*D.* ×*complexa*) mit insgesamt sieben Pflanzen vertreten; die pentaploide Hybride (*D.* ×*critica*) wurde nur in zwei Stöcken im NSG Schlucht nachgewiesen (Tab. 1).

5.2 Vergesellschaftung

Die Arten der *D.-affinis*-Gruppe sind in NRW grundsätzlich typische Waldfarne, treten aber vor allem im Tiefland auch an gestörten Standorten auf. Die Mehrzahl der publizierten pflanzensoziologischen Aufnahmen (an Wuchsorten der triploiden *D. borreri*) aus Wäldern in nordrhein-westfälischen Mittelgebirgen lassen sich einem frischen, oft farnreichen Luzulo-Fagetum (eine Aufnahme sogar dem Schluchtwald, Lunario-Aceretum) zuordnen (Heckmann & al. 1989, Krause 1991, 1994). Typisch sind hier luftfeuchte Hanglagen, oft auch flachgründige Böden. In der Westeifel besiedelt *D. borreri* Böden auf Schiefer und Grauwacken, die skelettreich und ausgesprochen sauer sind (pH-Werte 3,5–4,4) und eine entsprechend niedrige Nitrifikationsrate, aber eine deutliche Ammonifikation aufweisen; als Humusform wird zumeist Moder bzw. mullartiger Moder angegeben (Krause 1994).

D. affinis zeigt hinsichtlich der Wuchsorte und Vergesellschaftung in NRW ein sehr heterogenes Verhalten. Auffallend häufig werden Sekundärstandorte (Weg- und Grabenböschungen, Abgrabungsränder) besiedelt, auf denen Pioniergehölze wie Birken oder Eberesche auftreten und die Buche fehlt (Abb. 5a & b). Als naturnah

sind lediglich zwei Bergland-Vorkommen (Ennepetal und Kierspe) auf einem frischen, bodensauren Buchenwaldstandort (Luzulo-Fagetum) sowie in einem bachbegleitenden Gehölzsaum (pflanzensoziologisch zum Carpinion zu rechnen) einzustufen. Ein weiteres Vorkommen (im Elmpter Wald) liegt zwar in einem Birken-Eichenwald (Betulo-Quercetum), der Farn wächst hier aber an einem halbschattigen Wegrand und damit an einem anthropogen überformten Standort. Das größte Vorkommen von *D. affinis* (zusammen mit *D. borreri*) im Schwalmtal besiedelt einen ehemaligen Erlenbruchwaldstandort (Alnion-Fragmentgesellschaft, vgl. hierzu auch Krause 1991), der in Folge von Entwässerung heute eher einem farnreichen Betulo-Quercetum alnetosum zuzuordnen ist. Das Auftreten von Auwaldarten vermittelt hier zu reicheren Fagetalia-Gesellschaften. Ein Teil der Pflanzen wächst direkt an der Böschung der Entwässerungsgräben, also ebenfalls an vom Menschen veränderten Stellen. Auch die übrigen Vorkommen finden sich an stark anthropogen überformten Standorten: an einer sandigen Böschung in einer Altabgrabung innerhalb eines Kiefern-Birkenwaldes (im NSG Schlucht), an einem beim Bau der Bahntrasse Witten-Schwelm entstandenen Steilhang mit vorherrschenden Robinien sowie schließlich im unteren Bereich eines ehemaligen Steinbruchs im Gevelsberger Stadtwald.

Ökologie und Vergesellschaftung von Waldvorkommen des Gesamtkomplexes werden für andere Teile Deutschlands ähnlich beschrieben. Philippi (1993) gibt für Baden-Württemberg an, dass die Artengruppe halbschattige (seltener auch schattige), frische bis mäßig feuchte, kalkarme, bodensaure Standorte besiedelt, meist an schutt- oder blockreichen Hängen in luftfeuchter Klimalage und in Gebieten mit jährlichen Niederschlägen über 800 mm. Nach Oberdorfer (1994) gilt die Gruppe als Ordnungscharakterart der Fagetalia sylvaticae (Buchen- und Edellaubmischwälder) mit Verbreitungsschwerpunkt in den silikatischen Mittelgebirgen. Der Gesellschaftsanschluss kann schwanken und liegt im Waldmeister-Buchenwald (Galio odorati-Fagetum) sowie in frischen Ausbildungen des Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum) bis hin zum Hainmieren-Erlen-Auwald (Stellario-Alnetum) (Krause 1991, 1994, Philippi 1993).

Auch über Vorkommen (von *D. affinis* und *D. borreri*) an gestörten Stellen wird in der Literatur häufiger berichtet, so in der Westeifel und in Hessen, wo Funde an Weg- und Straßenböschungen deutlich häufiger sind als solche in Wäldern (Röhner & al. 2011). Der Erstnachweis von *D. affinis* in Ost-Deutschland erfolgte im Elbsandsteingebirge in einem Basaltsteinbruch (Jessen 2009).

Danksagung

Unser Dank gilt folgenden Personen: Guy van der Kinderen, Ghent, für die sorgfältige flow-cytometrische Analyse der Pflanzenproben; Hans Bäppler, Drolshagen, für die Geländeführungen und wertvolle Hinweise auf Fundorte; Dr. Ludger Rothschuh, Krefeld für erste Hinweise auf Vorkommen im NSG Schlucht (Kreis Viersen); Rolf Thiemann, Altena, für das Sammeln von Pflanzenproben aus der Brachtenbecke (Märkischer Kreis); Andreas Sarazin, Essen, für die Übermittlung von zwei Fundpunkten im Flachland; Dr. Armin Jagel, Bochum, für die Bereitstellung der Kartengrundlage und Daten aus dem NRW-Atlas; Andrew Leonhard, Waterlooville, England, für die Durchsicht und sprachliche Verbesserung der englischen Zusammenfassung; Anton Bär, Schwabach, und Stefan Jeßen, Chemnitz, für die Überlassung von Publikationen; den beiden Fachgutachtern, Stefan Jeßen, Chemnitz, und Dr. Günter Matzke-Hajek, Alfter, für ihre konstruktiven Verbesserungsvorschläge und hilfreichen Kommentare zum Manuskript. Carla Michels (LANUV, Recklinghausen) danken wir für ihre freundliche Hilfe bei der Übermittlung der Niederschlagskarte und der LANUV für die Erlaubnis, diese als Grundlage für unsere Abb. 3 verwenden zu dürfen.

6. Literatur

Badré, F. & Deschatres, R. 1979: Les Ptéridophytes de France, liste commentée des espèces (taxinomie, cytologie, écologie et répartition générale). – Candollea 34: 379–457.

Bär, A. & Eschelmüller, A. 1984: Diploide *Dryopteris affinis* im Allgäu. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 26: 7–20.

— & — 1985: Tetraploide und pentaploide *Dryopteris ×tavelii* – jetzt im Allgäu bestätigt. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 27: 57–68.

— & — 1986: Sporenmessungen an diploider und triploider *Dryopteris affinis* sowie an den Kreuzungen mit *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteris ×tavelii*). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 57: 137–146.

— & — 1992: Ein tetraploider Bastard aus dem *Dryopteris-affinis*-Komplex in Vorarlberg – jetzt durch Chromosomenzählung bestätigt. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 31: 29–32.

— & — 2006: Farnstudien: Der tetraploide Bastard *Dryopteris filix-mas* × *Dryopteris affinis* subsp. *affinis* (*Dryopteris ×complexa* Fraser-Jenkins 1987). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 76: 53–84.

Beck, R. & Wilhalm, T. 2010: Die Farnpflanzen Südtirols. – Veröffentl. Naturmus. Südtirol 7.

Bell, P. R. 1992: Apospory and apogamy: implications for understanding the plant life cycle. – Int. J. Pl. Sci. 153: 123–136.

Benkert, D., Fukarek, F. & Korsch, H. 1996: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. − Jena: Fischer.

Bizot, A. 2011: Deux hybrides entre *Dryopteris filix-mas* et le complexe *D. affinis* (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) découverts dans les Ardennes (France). – Bull. Soc. Hist. Nat. Ard. 100: 48−57.

Bremer, P. 2010: The colonisation of woodland gaps by ferns and horsetails. – Fern Gaz. 18: 308–318.

— & Koopman, J. 1994: De verspreiding van *Dryopteris pseudomas* (Wollaston) Holub et Pouzar in Nederland. – Gorteria 20: 135–139.

De Groot, G. A. 2011: The fate of a colonizer: successful but lonely? The establishment of inter- and intraspecific diversity in ferns by means of long-distance dispersal. – Ede: Ponsen & Looijen.

De Langhe, J. E., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., Lambinon, J., Lawalrée, A., Mullenders, W. & Vanden Berghen, C. 1967: Flore de la Belgique, du Nord de la France et des régions voisines. – Liège: Éditions Desoer.

Döpp, W. 1955: Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. – Planta 46: 70–91.

Eberle, G. 1959: Farne im Herzen Europas. – Frankfurt am Main: Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft.

Ekrt, L., Holubová, R., Trávníček, P. & Suda, J. 2010: Species boundaries and frequency of hybridization in the *Dryopteris carthusiana* (*Dryopteridaceae*) complex: a taxonomic puzzle resolved using genome size data. – Amer. J. Bot. 97: 1208–1219.

—, Trávníček, P., Jarolímová, V., Vít, P. & Urfus, T. 2009: Genom size and morphology of the *Dryopteris affinis* group in Central Europe. – Preslia 81: 261–280.

Eschelmüller, A. 1968: *Dryopteris ×tavelii* Rothmaler 1945 – ein interessanter Farnbastard. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 12: 25–28.

— 1972: *Dryopteris pseudomas* (Wollaston) Holub et Pouzar – Typen und Fundorte im südlichen Allgäu. – Ber. Naturforsch. Ges. Augsburg 27: 45–65.

— & Bär, A. 2006: Beitrag zur Kenntnis von *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins und von Bastarden mit *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. 6. Teil. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 41: 13–22.

— & Eschelmüller, H. 1996: Verbreitung des *Dryopteris affinis*-Komplexes im bayerischen Alpen- und Voralpenraum. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 62: 195–207.

Fernandes, A. & Batarda Fernandes, R. 1983: Iconographia selecta florae azoricae, Fasc. II. – Conimbriga: Secretaria regionali culturae regionis automae Azorensis.

Foerster, E., Lohmeyer, W., Schumacher, W. & Wolff-Straub, R. 1982: Florenliste von Nordrhein-Westfalen. – Schriftenreihe LÖLF NW 7: 1–80.

Fraser-Jenkins, C. R. 1980: *Dryopteris affinis*: a new treatment for a complex species in European pteridophyte flora. – Willdenowia 10: 107–115.

— 1982: *Dryopteris* in Spain, Portugal and Macaronesia. – Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 55: 175–336.

— 1986: A classification of the genus *Dryopteris* (*Pteridophyta*: *Dryopteridaceae*). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 14: 183–218.

— 1987: *Dryopteris*. p 10–13. In: Derrick, L N., Jermy, A. C. & Paul, A. M., (ed.), Checklist of European Pteridophytes. – Sommerfeltia 6.

— 1993: *Dryopteris* Adanson. – p. 27–30. In: Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (ed.), Flora Europaea 1, ed. 2. – Cambridge & al.: University.

— 1996: A reaffirmation of the taxonomic treatment of *Dryopteris affinis* (*Dryopteridaceae*: *Pteridophyta*). – Fern Gaz. 15: 77–81.
— 2007: The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. – Fern Gaz. 18: 1–26.
— & REICHSTEIN, T. & 1984: *Dryopteris*. – p. 136–169. In: KRAMER, U. (ed.), Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1(1), ed. 3. – Berlin & Hamburg: Paul Parey.
FREIGANG, J. & ZENNER, G. 2007: Die Verbreitung von *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS (*Pteridophyta, Dryopteridaceae*) im baden-württembergischen Alpenvorland mit einer Anleitung zur Bestimmung ihrer hier aufgefundenen Sippen. – Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschland 4: 37–64.
GAUSMANN, P., SARAZIN, A., NEIKES, N. & BÜSCHER, D. 2010: Vorkommen der *Dryopteris affinis*-Gruppe in der Westfälischen Bucht und dem Niederrheinischen Tiefland. – Jahrb. Bochumer Bot. Ver. 1: 64–74.
GIBBY, M., JERMY, A. C., RASBACH, H., RASBACH, K., REICHSTEIN, T. & VIDA, G. (1977): The Genus *Dryopteris* in the Canary Islands and Azores and the description of two new tetraploid species. – Bot. J. Linn. Soc. 74: 251–277.
GÖTTE, R. 2007: Flora im östlichen Sauerland. − Marsberg: Verein f. Natur- und Vogelschutz im Hochsauerlandkreis e. V.
HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. 1989: Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland, ed. 2. – Stuttgart: Ulmer.
—, JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Recklinghausen: LÖBF.
HECKMANN, U. 1988: Untersuchungen zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie von Sippen des *Dryopteris affinis*-Komplexes in Nordrhein-Westfalen. – Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.
—, RASBACH, H. & BENNERT, H. W. 1989: Vorkommen und Cytologie des *Dryopteris affinis*-Komplexes in Nordrhein-Westfalen. – Florist. Rundbr. 22: 81–94.
HERMANN, F. 1944: *Dryopteris borreri* im Harz. – Hercynia 3: 683–684.
HILMER, O. 1983: *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS (Spreuschuppiger Wurmfarn) und *Dryopteris ×tavelii* ROTHMALER, Grenzstandorte in West- und Mitteldeutschland, Neufunde im Harz. – Florist. Rundbr. 17: 151–157.
— 1996: *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS, Spreuschuppiger Wurmfarn, die Unterarten ssp. *borreri* (NEWMAN) FRAS.-JENK., ssp. *cambrensis* FRAS.-JENK. und ihre Vorkommen im Harz. – Florist. Rundbr. 30: 142–150.
HÖPPNER, H. & PREUSS, H. 1926: Flora des westfälisch-rheinischen Industriegebietes unter Einschluß der Rheinischen Bucht. – Dortmund: Ruhfus [Nachdruck: 1971, Duisburg: Braun].
HÜGIN, G. 2006: Die Hochlagenflora des Schwarzwaldes und seiner Nachbargebirge. Liste der in Schwarzwald, Vogesen, Nord-Jura und Schwäbischer Alb oberhalb 1 000 m nachgewiesenen Farn- und Samenpflanzen. – Kochia 1: 49–104.
IVANOVA, D. 2004: *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* (*Pteridophyta: Dryopteridaceae*) in the Bulgarian flora. – Fl. Medit. 14: 201–218.
JÄGER, W. & LEONHARDS, W. 1993: Der Schuppige Wurmfarn, *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS im Bergischen Land und in den angrenzenden Gebieten. – Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal 46: 90–96.
— & LEONHARDS, W. 1995: Über ein neues Vorkommen von *Dryopteris ×complexa* FRASER-JENKINS nssp. *critica* FRASER-JENKINS in Nordrhein-Westfalen sowie Merkmalsvergleiche mit anderen Sippen. – Florist. Rundbr. 29: 50–64.
JERMY, A. C. & CAMUS, J. 1991: The illustrated field guide to ferns and allied plants of the British Isles. – London: Natural History Museum Publications.
— & — 1998: Illustrierter Leitfaden zum Bestimmen der Farne und farnverwandten Pflanzen der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Luzern: SVF.
JESSEN, S. 1985: A reappraisal of *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* var. *robusta* and new records of *D. affinis* subspecies in eastern Europe. – Fern Gaz. 13: 1–6.
— 1991: Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas. – Farnblätter 23: 14–47.
— 2009: Seltene und kritische Farne (*Polypodiopsida*) im Böhmisch-Sächsischen Elbsandsteingebirge – aktuelle Verbreitung und notwendige Artenschutzmaßnahmen. – Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot. 20: 61–147.
— 2011: *Pteridophyta* – p. 94–120. In: JÄGER, E. J. (ed.), Rothmaler, Exkursionsflora von Deutsch-

land, Gefäßpflanzen: Grundband, ed. 20. – Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

—, Bujnoch, W., Zenner, G. & Stark, C. 2011: *Dryopteris lacunosa* – eine neue Art des *Dryopteris-affinis*-Aggregats (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*). – Kochia 5: 9–31.

Jonsell, B. (ed.) 2000: Flora Nordica 1. – Stockholm: Royal Swedish Academy of Sciences.

Krause, S. 1991: Der Spreuschuppige Wurmfarn, *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, in der Westeifel. – Tuexenia 11: 23–34.

— 1998: *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) – p. 182–190. – In: Wisskirchen, R. & Haeupler, H. (ed.), Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart: Ulmer.

— 2003: *Dryopteris affinis* – Spreuschuppiger Wurmfarn. – p. 107. In: Haeupler, H., Jagel, A. & Schumacher, W. (ed.), Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Recklinghausen: LÖBF.

—, Hertlein, A. & Vanberg, C. 1994: Zu den Standortansprüchen von *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins ssp. *borreri* (Newman) Fraser-Jenkins (Spreuschuppiger Wurmfarn) in der Westeifel. – Decheniana 147: 49–57.

Krippel, Y. & Bujnoch, W. 2011: Erstnachweis von *Dryopteris ×complexa* Fraser-Jenk. (*Dryopteris affinis* × *Dryopteris filix-mas*) (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) für Luxemburg. – Bull. Soc. Naturalistes Luxemb. 112: 3–8.

—, — & Zenner, G. 2009: Nachweis diploider und triploider Sippen aus dem *Dryopteris affinis*-Aggregat und einer Hybride mit *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*; *Pteridophyta*) im Gebiet der Obersauer (Luxemburg). – Bull. Soc. Naturalistes Luxemb. 110: 43–52.

Lambinon, J., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J. 2004: Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes), ed. 5. – Meise: Jardin botanique national de Belgique.

Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz (LANUV) NRW 2012: Klimaatlas NRW. – http://www.klimaatlas.nrw.de/site.

Lang, W. & Wolff P. 2011: Flora der Pfalz. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete, ed. 2. – Speyer: Verl. der Pfälzischen Gesellschaft z. Förderung der Wissenschaften e. V. [CD-ROM].

Laubenburg, K. E. 1899: I. Abteilung *Pteridophyta*. – p. 13–104. In: Lorch, W. & Laubenburg, K. E. (ed.), Die Kryptogamen des Bergischen Landes. Bd. 1: Pteridophyten und Bryophyten. – Jahresber. Naturwiss. Vereins Elberfeld. 9.

Lawalrée, A. 1950: Ptéridophytes. – p. 1–194. In: Robyns, W. (ed.), Flore générale de Belgique. – Brüssel: Jardin Botanique de l'État.

Lubienski, M. 2007: Ergänzungen und Bemerkungen zur Verbreitung einiger bemerkenswerter Pteridophyten in Westfalen und angrenzenden Gebieten. – Natur Heimat 67: 7–16.

Manton, I. 1950: Problems of cytology and evolution in the *Pteridophyta*. – Cambridge: University.

Mirek, Z., Piękoś-Mirek, H., Zając, A. & Zając, M. 1995: Vascular Plants of Poland – a checklist. – Polish Bot. Stud. 15.

Neikes, N. 2009: Spreuschuppiger Wurmfarn im Kreis Viersen. – Naturspiegel 73: 21.

Nieschalk, A. 1963: Der Schuppige Wurmfarn *Dryopteris ×tavelli* Rothm. in Westfalen. – Natur & Heimat 23: 56–60.

Oberdorfer, E. 1994: Pflanzensoziologische Exkursionsflora, ed. 7. – Stuttgart: Ulmer.

— & Tavel, F. 1937: *Dryopteris borreri* und ihr Formenkreis. – Verh. Schweiz. Bot. Ges. 118: 153–154.

Øllgaard, B. & Tind, K. 1993: Scandinavian Ferns. – Copenhagen: Rhodos.

Page, C. N. 1997: The ferns of Britain and Ireland, ed. 2. – Cambridge: University.

Philippi, G. 1993: *Aspidiaceae*. – p. 121–149. In: Sebald, O., Seybold, S. & Philippi, G. (ed.), Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs 1, ed. 2. – Stuttgart: Ulmer.

Piękoś-Mirkowa H. 1981: *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins – nowy gatunek we florze Polski – Fragm. Florist. Geobot. 27: 359–370.

Pigott, A. 1992: Affinis Watch. Newsletter No. 1: 1–4. – London: B.P.S. Mapping Project, British Pteridological Society, c/o Department of Botany, The Natural History Museum.

— 1997: Affinis Watch. Newsletter Special Issue: 1–4. – London: B.P.S. Mapping Project, British Pteridological Society, c/o Department of Botany, The Natural History Museum.

Poelt, J. 1960: *Dryopteris borreri* in Bavaria. – Amer. Fern J. 50: 114–116.

Polatschek, A., Maier, M. & Neuner, W. 1997: Flora von Nordtirol, Osttirol und Voralberg 1. – Innsbruck: Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum.

PRELLI, R. 1990: Guide des fougères et plantes alliées, ed. 2. – Paris: Éditions Lechevalier.

— & BOUDRIE, M. 2002: Les fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale. – Paris: Belin.

PRESS, J. R. & SHORT, M. J. 1994: Flora of Madeira. – London: The Natural History Museum.

QUINTANILLA, L. G. & ESCUDERO, A. 2006: Spore fitness components do not differ between diploid and allotetraploid species of *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*). – Ann. Bot. 98: 609–618.

RASBACH, K., RASBACH, H. & WILMANNS, O. 1968: Die Farnpflanzen Zentraleuropas. – Heidelberg: Quelle & Meyer.

—, —, REICHSTEIN, T. & SCHNELLER, J. 1983: Tetraploide *Dryopteris ×tavelii* ROTHM. im nördlichen Schwarzwald. – Farnblätter 10: 1–13.

REICHLING, L. 1953: *Dryopteris paleacea* et *Dryopteris ×tavelii* au Grand-Duché de Luxembourg et en Belgique. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 86: 39–57.

REICHSTEIN, T. & SCHNELLER, J. 1983: *Dryopteris affinis* var. *punctata* im Hullerich-Wald ob Pfäffikon (SZ). – Farnblätter 9: 9–21.

RÖHNER, G., ZENNER, G., STARK, C. & SCHAUBEL, K. 2011: Meldungen von Funden bestimmungskritischer Farne im Gebiet der Bergstraße, des Odenwaldes und des unteren Neckartals. – Hess. Florist. Briefe 59: 33–40.

ROTHMALER, W. 1945: Der Formenkreis von *Dryopteris paleacea* (SW.) HAND.-MAZZ. – Candollea 10: 91–101.

SCHÄFER, H. 2005: Flora of the Azores. – Weikersheim: Margraf.

SCHMITT, L., STARK, C. & ZENNER, G. 1995: *Dryopteris affinis* FRASER-JENKINS subsp. *cambrensis* FRASER-JENKINS, eine triploide Unterart des Schuppigen Wurmfarns in den Nordvogesen (Frankreich). – Mitt. Pollichia 82: 325–329.

SCHMITZ, J. 1990: Zur Verbreitung von *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS subsp. *borreri* (NEWMAN) FRASER-JENKINS in der Nordeifel. – Florist. Rundbr. 24: 96–98.

SCHNELLER, J. J. 1974: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 1. Teil. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84: 195–217.

— 1975a: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 2. Teil. Cytologische Untersuchungen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 1–17.

— 1975b: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe 3. Teil. Ökologische Untersuchungen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 110–159.

— 1981: Bemerkungen zur Biologie Wurmfarngruppe. – Farnblätter 7: 9–17.

— & KRATTINGER, K. 2010 Genetic composition of Swiss and Austrian members of the apogamous *Dryopteris affinis*-Komplex (*Dryopteridaceae, Polypodiopsida*) based on ISSR markers. – Pl. Syst. Evol. 286: 1–6.

SCHUMACHER, A. 1955: Bemerkenswerte Neufunde im Oberbergischen. – Nachrichtenbl. Oberbergischen Arbeitsgem. Naturwiss. Heimatforschung. 7: 26–29.

SUBAL, W. 1994: FLOREIN – ein PC-Programm für floristische Kartierungen. – Florist. Rundbr. 28: 95–105.

VAN DER HAM, R. J. W. M. 2011: Geschubde mannetjesvaren in Nederland voor het eerst op een muur gevonden. – Gorteria 35: 201.

VAN DER MEIJDEN, R. 2005: Heukels' Flora van Nederland, ed. 23. – Groningen: Wolters-Noordhoff.

VIANE, R. 2006: *Dryopteris*. – p. 349–352. In: VAN LANDUYT, W., HOSTE, W., VANHECKE, L., VAN DEN BREMT, L., VERCRUYSSE, W. & DE BEER, D. (ed.), Atlas van de flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest. Brussel: Instituut voor natuur- en bosonderzoek, Nationale plantentuin van België.

WIDÉN, C.-J., FRASER-JENKINS, C. R., REICHSTEIN, T., GIBBY, M. & SARVELA, J. 1996: Phloroglucinol derivatives in *Dryopteris* sect. *Fribrillosae* and related taxa (*Pteridophyta*, *Dryopteridaceae*). – Ann. Bot. Fenn. 33: 69–100.

WILLNER, W. 2005: *Pteridophyta*. – p. 225–249. In: FISCHER M. A., ADLER W. & OSWALD, K. (ed.), Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol, ed. 2. – Linz: Land Oberösterreich, Biologiezentrum der OÖ Landsmuseen.

ZAHLHEIMER, W. A. 1986: *Dryopteris affinis* unter Gesichtspunkten des Artenschutzes. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten 27: 27–30.

ZENNER, G. & FREIGANG, J. 2011: *Dryopteris pseudodisjuncta* (OBERH. & TAVEL ex FRASER-JENK.) FRASER-JENK., der Elegante Schuppen-Wurmfarn, auch in Hessen. – Hess. Florist. Briefe 59: 61.

ZONNEVELD, B. J., LEITCH, I. J., & BENNETT, M. D. 2005: First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. – Ann. Bot. 96: 229–244.